adaptación vital y psicología de la inteligencia



2ª edición

Traducción de
EDUARDO BUSTOS

ADAPTACION VITAL Y PSICOLOGIA DE LA INTELIGENCIA

Selección orgánica y fenocopia

por
JEAN PIAGET





siglo veintiuno editores, sa
CERRO DEL AGUA 248, MEXICO 20, D.F.

siglo veintiuno de españa editores, sa
C/PLAZA 5, MADRID 33, ESPAÑA

siglo veintiuno argentina editores, sa

siglo veintiuno de colombia, ltda
AV. 3a. 17-73 PRIMER PISO, BOGOTA, D.E. COLOMBIA

portada de maría cristina oscos y francisco leyte

primera edición en español, 1978

segunda edición en español, 1979

ISBN 968-23-0493-8

primera edición en francés, 1974

título original: adaptation vitale et psychologie
de l'intelligence. sélection organique et phénocopie

INDICE

PREFACIO

El problema de la adaptación al entorno sigue estando en el centro de las cuestiones de la evolución, especialmente de aquellas que se plantean desde el momento en que se trata de relacionar con los desarrollos orgánicos los del comportamiento y de las diversas formas de conocimientos. A este respecto, la doctrina que era cuasi oficial hace algunos años entre los biólogos, y que consistía en explicarlo todo mediante mutaciones completamente aleatorias y una selección *a posteriori*, inspira cada vez menos confianza. Una de las razones es que la noción de selección ha sido sometida a serios retoques: de simple clasificación automática, comparable a un tamizado, que desembocaba sólo en la dicotomía de las eliminaciones o de las supervivencias, se ha convertido en algo mucho más matizado en cuanto a los resultados y en cuanto al mecanismo que se le atribuye. En lo que respecta a sus efectos, se supone que introduce una modificación de carácter probabilístico en los diferentes coeficientes y proporciones en juego en la homeostasis genética actual, pero también ulterior (plasticidad, número de posibles respuestas, etc.). Y sobre todo cada vez se

la concibe más, en cuanto a su mecanismo, ligada a elecciones (el organismo escoge su entorno en la misma medida en que depende de él) y a los sistemas reguladores y teleonómicos del entorno interior (selecciones orgánicas tan importantes como aquellas de las que es responsable el entorno exterior).

Ahora bien, es evidente que, en la medida en que se afina de este modo el concepto de selección, se aboca a limitar la función del azar en la producción de las variantes e incluso a concebirlo, por razones de simetría, como orientado en la dirección de los ensayos o exploraciones *(scanning)*, con algo de aleatorio, pero en el interior de las zonas de posible desequilibrio. Considerando la fuerte integración de los elementos de la célula germinal, L. L. Whyte ha llegado incluso a la hipótesis de una regulación de las mutaciones en función de las múltiples condiciones que tienen que cumplir para ser compatibles con el conjunto del sistema. Igualmente, R. J. Britten y E. H. Davidson han propuesto un modelo de regulaciones génicas, explicando las propiedades de un nuevo sistema a partir de los elementos del sistema precedente.

Además, conviene recordar que la genética contemporánea no ha estudiado más que los pequeños (incluso muy pequeños) cambios de programa hereditario, que son, en este caso, fácilmente atribuibles al azar. Por el contrario, sigue siendo completamente impotente respecto a las grandes transformaciones evolutivas, como la aparición de los vertebrados. Ahora bien, sabemos cómo, en física, una diferencia de escala puede modificar la estructura de los modelos

explicativos. Las teorías actuales siguen mudas en lo que respecta al hecho fundamental de que el programa genético de los vertebrados superiores es casi 1.000 veces más rico en unidades que el de las bacterias. Ahora bien, como ha dicho F. Jacob (en una entrevista): «este aumento del programa... representa una de las mayores dificultades para explicar el mecanismo de la evolución». En efecto, está muy claro que ya no se trata entonces de pequeños accidentes aleatorios, sino de una construcción, en todo el sentido del término, que sugiere la idea de una posible optimización en los mecanismos de equilibrio que proporcionan a los seres vivos su autonomía y su dominio progresivos en relación con el entorno.

Preocupados como siempre por las cuestiones de equilibración en el ámbito de las adaptaciones cognoscitivas, y continuando, por otra parte, investigaciones emprendidas hace años sobre las variaciones genotípicas y fenotípicas de una especie vegetal *(Sedum)*, nos hemos preguntado si el proceso de la «fenocopia», reexaminado a la luz de estos nuevos puntos de vista, no sería capaz de simplificar ciertos problemas. Ateniéndonos a sus caracteres generales, la fenocopia es una convergencia entre el resultado de una adaptación * (fenotípica) y una mutación (genotípica) que viene a reemplazarlo y que generalmente se explica mediante la intervención de procesos génicos. Ahora bien, P. P. Grassé,

* *Accommodat*, término que J. Piaget utiliza exclusivamente para referirse a las adaptaciones de carácter fenotípico no génico. [T.]

en un sugestivo artículo que tendremos ocasión de volver a citar más adelante, declara en sus conclusiones: «Pero algunos fenómenos atribuidos a factores genéticos, las fenocopias, etcétera, quizás tienen otro origen.» Por lo tanto, aquí hay una cuestión bastante central que merece un examen, porque, en tal caso, el problema de las relaciones entre el entorno y la variación hereditaria se suscita respecto a hechos que están bien delimitados en cada situación y que tienen al tiempo una repercusión bastante general.

Limitándonos a sus líneas generales, la solución que propondremos es la siguiente: 1) En primer lugar, hay una formación de una adaptación o integración somática, bajo la influencia del entorno exterior y, en el caso de que no produzca un desequilibrio, esta variación fenotípica se vuelve a constituir sin más en cada nueva generación bajo la influencia de los mismos factores y, por lo tanto, sin transmisión ni fenocopia. 2) En caso de desequilibrio entre esta formación exógena y el programa epigenético hereditario, hay entonces una repercusión cada vez más cercana al desequilibrio, no mediante un mensaje que indique lo que sucede ni, sobre todo, lo que hay que hacer, sino mediante bloqueos o alteraciones locales del entorno interior. 3) Si los procesos sintéticos y jerarquizados de la epigénesis no bastan para restablecer el equilibrio en un nivel intermedio o meseta, el desequilibrio repercute hasta el punto de sensibilizar los genes reguladores de estas síntesis. 4) Entonces se producen como respuestas mutaciones o variaciones génicas semialeatorias,

pero canalizadas en las zonas de los desequilibrios. 5) Estas variaciones endógenas se ajustarán en este caso al marco de los entornos interior y exterior, responsables de la integración somática anterior, pero este marco ahora sólo actuará mediante efectos selectivos hasta la estabilización de las nuevas variaciones. 6) De este modo, éstas llegarán a converger, mediante una reconstrucción endógena, con las adaptaciones semiexógenas iniciales. En la segunda parte de este ensayo, consagrada a los problemas que corresponden al caso de la formación de los conocimientos, se podrá advertir en qué medida la sustitución por procesos endógenos de las acomodaciones empíricas aparece de un modo general en todos los niveles del desarrollo.

Pero, antes de dejar al lector la tarea de juzgar estos intentos de interpretación, nos gustaría hacer una observación en cuanto a sus relaciones con lo que sosteníamos en nuestra obra anterior, *Biología y conocimiento.* A varios colegas, las tesis expuestas en este libro les parecieron más o menos teñidas de lamarckismo, porque insistíamos sobre todo en la inverosimilitud de prestar al genoma los poderes sintéticos más amplios y mejor organizados, sin que las múltiples regulaciones en juego le informaran a su vez sobre los éxitos o fracasos de estas construcciones endógenas. Pero respecto a esto, faltaba una precisión que ahora proporcionamos de un modo explícito: en efecto, es evidente que estas retroacciones informadoras no exigen ningún «mensaje» propiamente dicho (y no tendremos ninguna necesidad de aquí en adelante de la «transcriptasa inversa», descubierta por

H. W. Temin y otros, que pasa del ARN al ADN), sino simplemente la repercusión retroactiva progresiva (mediante bloqueos selectivos, etcétera) hasta el desequilibrio, es decir, el índice *sin codificar* de que «algo no funciona» (no siendo necesaria, por otra parte, ninguna señal cuando todo marcha de un modo normal). En una nota [*Biología y conocimiento*, Madrid, Siglo XXI, 1973, p. 264, n. 2], precisábamos incluso que Waddington iba más lejos que nosotros, en el sentido de que se nos ha reprochado luego la falta de unas precisiones que ahora se aportan.

Así pues, esperamos que el presente ensayo, que trata de proporcionar un posible modelo del reemplazo de lo exógeno por lo endógeno, parezca más aceptable en un autor que ha combatido infatigablemente el empirismo en el terreno epistemológico y, por lo tanto, el puro lamarckismo en el terreno biológico.

J. P.

Marzo de 1973

CUESTIONES PREVIAS

Con el término de «fenocopia» se designa corrientemente la producción de una integración somática o variación no hereditaria (y por lo tanto fenotípica) que imita, según una correspondencia bastante precisa, los caracteres morfológicos de una mutación o variación hereditaria (y por lo tanto genotípica). Pero, en general, se está de acuerdo en considerar a la formación de esta adaptación como precedente en el tiempo a la mutación correspondiente. Ahora bien, como, en su uso corriente, el término «copia» está reservado a la reproducción de un modelo ya existente, y no se dice de un precursor que ha «copiado» la obra de un realizador que trabaje después que él, pensamos que el principal problema de la fenocopia podría ser el de la «copia» del fenotipo por el genotipo que le sucede [1], y no la copia, por el fenotipo, de una mutación que aún no se ha producido, excepto naturalmente si se considera la adaptación

[1] Es lo que (entre otros) dice K. Lorenz respecto a un comportamiento que se ha hecho hereditario entre ciertos patos, y él propone para tal mecanismo el término de «genocopia» (véase *Sobre la agresión: el pretendido mal*, Madrid, Siglo XXI, 1972, pp. 72-74).

anunciadora como parcialmente influida ya por un mecanismo génico que se desarrolla posteriormente.

Cualesquiera que sean las cuestiones de vocabulario, el problema de la fenocopia tiene un gran interés teórico porque, si el parecido entre la integración somática y la mutación correspondiente no es puramente fortuito, lo cual parece quedar excluido por la gran frecuencia de este fenómeno, se trata entonces de comprender por qué razones variaciones puramente endógenas, como creemos —con razón o sin ella— que son todas las modificaciones hereditarias, pueden convergir con adaptaciones fenotípicas cuya producción supone diferentes grados de intervención del entorno.

Pero el problema previo es, naturalmente, saber qué es anterior: ¿la adaptación o el nuevo genotipo? Ahora bien, en raras ocasiones se observa en el laboratorio la fenocopia, y en la naturaleza es difícil establecer con seguridad el orden de las sucesiones cronológicas: lo que normalmente se constata es que la integración somática en juego es más frecuente y está más extendida, mientras que la variación hereditaria sólo aparece en tal o cual punto más o menos localizado, por lo cual se establece la hipótesis de que se ha formado posteriormente. Por ejemplo, la crasulácea tan conocida con el nombre de *Sedum album* L. siempre presenta, cuando vive a 2.000 metros o más de altitud, una forma muy pequeña en sus tallos, hojas y flores, pero a menudo hemos controlado que, trasplantada a la llanura, o ya hacia los 1600 metros, recupera sus dimensiones normales, y de este modo

sólo establece una adaptación no hereditaria. Por el contrario, una población que vive de la misma forma en la cumbre del Mole, en la Alta Saboya (1.900 metros), ha conservado sus caracteres cuando se ha hecho vivir a sus descendientes (después de años) en la planicie de Faucigny y en Ginebra, y muestra por lo tanto una variedad genotípica próxima a la var. *micranthum Bast.* Así pues, en este caso parece muy probable que la mutación haya sucedido a la integración somática, y no a la inversa, pero es evidente que, para justificar tal opinión, se impone necesariamente un estudio bastante amplio y minucioso en la naturaleza misma, así como, por otra parte, en todas las cuestiones de integración somática reactiva.

Esta es la razón por la que, aunque el campo cubierto por los procesos de fenocopia sea en realidad muy vasto, puede que incluso más amplio de lo que se piensa, hemos preparado la presente publicación por años de observaciones, con cultivos en diferentes estaciones, sobre las variaciones de una especie mediterránea de *Sedum*, el *S. sediforme* (llamado también *Nicaense* o *altissimum*), del que hemos tenido la suerte de descubrir en las fronteras septentrionales de su área de distribución una variedad hereditaria nueva (var. *parvulum)* que muestra un bonito caso de fenocopia. Por lo tanto son estos análisis detallados, junto con los que anteriormente pudimos hacer sobre los fenotipos y las razas (de marismas y de lagos) de la *Limnaea stagnalis,* los que nos servirán de referencias.

En pocas palabras, el plan que seguiremos es el siguiente. En un primer capítulo conviene precisar qué es lo que se reconoce en la naturaleza como genotipo, en realidad siempre encarnado en fenotipos (es el mismo caso que en el laboratorio), y cuáles son las funciones respectivas del genoma y del entorno en el curso del crecimiento, y por lo tanto de la epigénesis. En un segundo capítulo, examinaremos los dos tipos (o los dos polos) posibles de fenotipos, según que el entorno haya intervenido directamente en la morfología de los individuos[2] (por ejemplo, modificando el tamaño por falta o exceso de nutrición) o intervenga por mediación de un mecanismo y un regulador innatos y especializados (por ejemplo, modificando la pigmentación de un hombre blanco o las proporciones de clorofila de un vegetal). Un tercer capítulo proporcionará un resumen sumario de los hechos que hemos observado en nuestros limneas o en nuestros *Sedum* desde el punto de vista de la fenocopia. El capítulo 4 examinará las hipótesis que ya se han hecho en cuanto a la naturaleza de este mecanismo o de otros análogos, y el capítulo 5 desarrollará el modelo explicativo que creemos es posible proponer, tratando de liberarnos a la vez de las suposiciones sin confirmar del lamarckismo y de los esquemas simplistas del neodarwinismo ortodoxo. Fundamentada la hipótesis presentada en los procesos de regulación o de equilibración, concluiremos, en una segunda parte, con una comparación en-

[2] Naturalmente siempre con la intervención de ciertas regulaciones, pero en este caso muy generales.

tre estos mecanismos endógenos y las formas elementales del comportamiento, remontándonos así con nuevos argumentos a las tesis de nuestra anterior obra *Biología y conocimiento.*

Por otra parte, nos reconforta observar que, si hemos pasado de este modo de la biología no sólo a problemas de psicología, sino también de epistemología, lo mismo le sucedió al inventor de la selección orgánica y de la fenocopia, porque J. M. Baldwin, tras su artículo de 1896 sobre el «efecto» que hoy día lleva su nombre, se convirtió en el gran psicólogo que todos sabemos.

PRIMERA PARTE

LOS PROBLEMAS BIOLOGICOS

1. GENOTIPO Y SISTEMA EPIGENETICO

Recordemos en primer lugar que no hay ni una simple oposición ni un paralelismo entre las nociones de genotipo y fenotipo, como sucedería si, tras haber descrito los caracteres observables de diferentes fenotipos, pudiéramos llegar de igual modo a los del genotipo en su estado puro, midiéndolos directamente en los individuos de una genealogía muy seleccionada. En efecto, por una parte está claro que un fenotipo depende en todo instante de su genotipo y no solamente del entorno. Pero, por otra parte, un genotipo siempre se encuentra encarnado en fenotipos e, incluso si constituye una cepa pura (lo que por otra parte nunca está asegurado), sus representantes viven en un determinado entorno, natural o artificial, del cual son tributarios en diferentes grados. Por lo tanto, un genotipo debe caracterizarse, en primer lugar, por los caracteres comunes a todos sus fenotipos, en todos sus entornos y, en segundo lugar, por lo que lo diferencia de otros genotipos surgidos al mismo tiempo que él en idéntico entorno.

Entonces es evidente la medida en que esta doble exigencia complica el diagnóstico de las simples adaptaciones fenotípicas y de las varia-

ciones hereditarias, cuando esta distinción es esencial en el estudio de la fenocopia. Por lo tanto, conviene dedicarse en realidad a dos clases de experiencias. En primer lugar, para distinguir dos o *n* genotipos, hay que cultivar en el mismo entorno, con una duración de varios años y en un número suficiente de generaciones, las variedades de las que se supone que son hereditarias. En el caso de nuestros *Sedum sediforme,* nos limitaremos a considerar tres: *altissimum* (gran altura y color en general glauco), *medium* (altura media y color parecido) y *parvulum* (forma enana y color verde). Y, efectivamente, sus caracteres se conservan incluso si se los cultiva en el mismo arriate, o en un mismo tiesto. Pero, en segundo lugar, nos ha sido preciso repetir los ensayos en entornos diferentes [1], a 400, 900 ó 1.000 m de altura, y en tierras diferentes, a la sombra o a pleno sol, etc., y trasplantando de vez en cuando una parte del cultivo de un entorno a otro: se comprueba entonces que hay producción de variaciones fenotípicas (es decir, no estables si se vuelve a cambiar de entorno), de tal modo que un grupo de *medium* puede adquirir la forma *parvulum* en un entorno poco propicio (y después volver al tipo *medium* cuando se realiza otro cambio). Igualmente un grupo de *parvulum* puede aumentar de tamaño y presentar una adaptación de forma *medium* en mantillo de jardín con abono, pero volver al tipo *parvulum,* en el mismo sitio y sin trasplante, cuando, al término de un año, las

[1] Y evitando con ello las hibridaciones, tan frecuentes en los *Sedum.*

lluvias han eliminado el abono sin que se lo reemplace.

Pero si bien estas dificultades exigen una cierta paciencia, hasta estar seguros de la existencia de genotipos distintos y conocer sus diferentes adaptaciones posibles, son por ello aún más instructivas desde un punto de vista teórico, ya que nos muestran la complejidad de las interacciones entre el entorno y las síntesis bioquímicas en que consiste el crecimiento regulado por la programación génica. Estas interacciones plantean por lo tanto todo el problema de la epigénesis y de lo que Waddington ha denominado el «sistema epigenético» o Mayr el «epigenotipo».

Antes que nada, conviene recordar que, de hecho, en raras ocasiones, e incluso quizás nunca, se encuentran en la naturaleza genotipos aislados; lo que se encuentra son esencialmente «poblaciones», es decir, sistemas de genotipos interconectados con posibilidad de panmixia. Solamente si la unidad fundamenal ya no es entonces el «genoma» característico de un genotipo más o menos aislable en un laboratorio, sino el «*pool* genético» de la población en cuanto sistema, hay a pesar de todo sistema, en el sentido de que el *pool* genético comporta sus propias regulaciones (cf. la experiencia clásica de Dobzhansky y Spassky [2]) y en consecuencia

[2] Estos autores han cultivado una mezcla de 14 razas distintas en una «jaula de poblaciones», y han asistido, tras una fase de desequilibrio, a una vuelta progresiva al equilibrio que restablecía en buena medida los coeficientes anteriores. Además, las poblaciones llevan consigo sus propias normas adaptativas, con pre-

su propia «homeostasis genética». Así pues, por una ampliación abusiva, pero legítima por mor de la brevedad, hablamos de genotipos en lo que respecta a nuestras tres variedades hereditarias *altissimum, medium* y *parvulum*, cuando se trata casi con toda seguridad de *pools* genéticos y de poblaciones. El resultado es que cada uno de los individuos que los representan y cuyos caracteres se manifiestan como hereditariamente estables, comporta un genoma complejo, en cuanto imagen parcial del *pool* genético de la población en cuestión.

Una vez dicho esto, llegamos a la cuestión, esencial respecto a la interpretación de las fenocopias, de la función del entorno en el curso de la epigénesis. Todo genoma, simple o complejo, desempeña, como todos sabemos, dos funciones fundamentales. Por una parte, garantiza la trasmisión hereditaria de la información contenida en su ADN y determina por lo tanto los caracteres de las generaciones ulteriores. Pero, por otra parte, impone la misma estructura al organismo individual en el curso de su crecimiento: por mediación de los ARN, etc., garantiza de este modo la síntesis de las proteínas según una programación innata, que es por lo tanto la de su ADN; y esto siguiendo una dirección centrífuga, pero con una regulación minuciosa, que conlleva a todos los niveles (célula germinal, conexiones intercelulares, tejidos y órganos) regulaciones

ponderancia de las recombinaciones genéticas sobre las simples mutaciones, lo cual es el origen de una función esencial desempeñada por los heterozigotos múltiples.

múltiples y delicadas, en particular alostéricas [3], e implica una colaboración constante de todos los genes en una actividad concertada.

¿Cuál es entonces la acción del entorno en el curso de estas síntesis sucesivas y de sus regulaciones? Ciertos autores se limitan a insistir en su función de alimentación, ya que se trata para el organismo en desarrollo de integrar las sustancias y las energías necesarias para su crecimiento. Así pues, se podría concebir esta integración como una asimilación pura y simple de estas aportaciones exteriores a las estructuras endógenas impuestas por la programación genética, sin ninguna modificación estructural. En este caso, el equilibrio se reduciría a una predeterminación completa: por supuesto, habría una construcción continua, contradiciendo las tesis del preformismo estático de los ovistas y de los espermatistas antes del descubrimiento de P. J. Wolff, pero esta construcción se realizaría de acuerdo con un programa que sigue estando él mismo preformado, origen de un desarrollo no modificable por acciones exteriores.

Por el contrario, sólo la observación nos muestra que las intervenciones necesarias del entorno, en el curso de la epigénesis, pueden traducirse en modificaciones morfológicas importantes. Escojamos como primer ejemplo una variación de la concha de las *Limnaea stagnalis*, es decir, un caso privilegiado cuyos factores son esencialmente mecánicos pero con intervención de los tejidos, ya que la concha es segregada

[3] Con mediadores que garanticen los ajustes espaciales.

por la epidermis de acuerdo con un plan en principio constante. En efecto, sabemos que esta limnea, que presenta una forma alargada en los estanques (fig. 1), presenta en las estaciones agitadas de los grandes lagos una variedad *la-*



Fig. 1. Var. *subula.*

custris, de forma comprimida (fig. 2), cuyo mecanismo causal describiremos en el capítulo 2 cuando tratemos de una simple adaptación fenotípica. Pero durante el crecimiento de ésta, que es lo único que por el momento nos interesa,

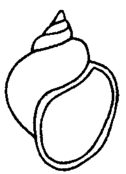


Fig. 2. Var. *lacustris.*

puede hacerse que el animal cambie de entorno, ya sea porque se lo cultive en un acuario durante el final del desarrollo de los individuos nacidos en aguas agitadas, ya sea porque el nivel del lago haya bajado y el animal termine la construcción de su concha en un charco de agua tranquila dejado en la playa. Ahora bien, en estos dos casos asistimos a un cambio muy notable en la forma, presentando una mitad de la concha una contracción, pero fenotípica, aunque imite la variedad hereditaria *lacustris* (fig. 3) y volviendo a adoptar la otra la forma normal alargada de las razas de las aguas estancadas.

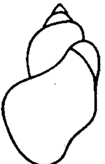


Fig. 3. Cambio de entorno en el curso del crecimiento de un fenotipo *lacustris*.

Un hecho de esta clase, al tiempo que confirma la función limitadora de la programación hereditaria de las razas alargadas, muestra también que, durante una parte de la epigénesis, el entorno ha ejercido por su parte una acción morfogenética importante, imponiendo una adaptación comprimida. Sin prejuzgar para nada la explicación de la formación de las razas here-

ditarias *lacustris*, podemos por el momento levantar acta simplemente de esta intervención del entorno en el curso de la epigénesis, cuya influencia desemboca en un efecto no previsto en la programación hereditaria, al tiempo que la sufre hasta un cierto punto. Así pues, en este caso, se puede hablar sin exageraciones de una interacción, en el sentido de que el efecto de la programación ha sido modificado por el entorno mientras que la acción de éste ha estado condicionada por los límites que la programación hereditaria imponía a las variaciones posibles. Otro ejemplo lo proporcionan los *Sedum:* hemos llegado a observar plantas enteras cuyas ramas habían empezado su crecimiento de acuerdo con una forma aparentemente *medium* (hojas de longitud media de 8 a 10 mm y poco convexas), pero que terminaban este desarrollo según el modo *parvulum* (hojas de 5 a 6 mm de longitud y muy convexas por abajo), lo cúal ocurría con una discontinuidad clara entre las dos mitades de estas ramas (de 5 a 8 cm de longitud). Ya se trate de sequía tras un período húmedo, o al contrario, de luz, de modificación del terreno, etc., el trasplante de una estación a otra ha producido en este caso cambios discontinuos (no solamente de tamaño sino también de forma de las hojas) que no se habían previsto en la programación innata y se deben por lo tanto a una acción del entorno.

Pero la cuestión importante, en cuanto a la naturaleza del genotipo y a su función en el curso de la epigénesis, es establecer si ésta sufre simplemente estas acciones a título de peripecias desafortunadas (o indiferentes), o si el he-

cho de poder producir adaptaciones fenotípicas es indicio de un cierto dinamismo, por otra parte muy útil, ya que tal plasticidad sería muy ventajosa para la supervivencia y la propagación del genotipo en cuestión. A esta cuestión, J. Monod respondería sin lugar a dudas negativamente, porque la evolución misma, en cuanto producción de nuevos genotipos, no le parece que constituya «en absoluto una propiedad de los seres vivos, puesto que tiene su origen en las imperfecciones mismas del mecanismo conservador que constituye su único privilegio» [4]. *A fortiori*, el hecho de tener que sufrir, bajo la influencia del entorno, toda clase de variaciones fenotípicas, podría parecer una muestra de «imperfecciones» aún más lamentables. Por el contrario, Dobzhansky, Waddington y otros ven en los fenotipos «respuestas» del genotipo a las tensiones o agresiones del entorno. Ahora bien, este término de «respuesta», que sugiere una actividad, exige una precisión.

En efecto, no se trata de admitir que la acción del entorno, ejerciendo su efecto visible sobre la producción de la adaptación, haya conseguido repercutir tal cual en el genoma para producir, de acuerdo con una trayectoria como si dijéramos directa, la respuesta de éste: aceptar tal hipótesis equivaldría afirmar que el entorno ha modificado sin más el genoma, permitiendo entonces no sólo una «respuesta» de acomodación, sino también la fijación hereditaria posible de esta respuesta, o dicho de otro modo, la trasmi-

[4] *Le hasard et la nécessité, París, Seuil,* 1970, p. 130. [*El azar y la necesidad,* Barcelona, Barral, 1971.]

sión de un carácter adquirido, en el sentido lamarckiano de estos términos; como la experiencia no ha verificado nunca una transmisión de esta clase, no queda más remedio entonces que interpretar que la acción del entorno y la «respuesta» del genoma están situadas las dos a un cierto nivel de la síntesis epigenética. Entre el punto de partida del mensaje génico, es decir, la información que pasa del ADN a los ARN, primera elección de los aminoácidos formadores de proteínas, y el punto final de esta vasta construcción que es la epigénesis hasta el estado adulto, hay naturalmente un número importante de niveles jerárquicos comparables a una especie de estadios. Las síntesis sucesivas que caracterizan a estas etapas de la edificación están dirigidas evidentemente por la información génica. Pero como hay crecimiento, con integración continua de aportaciones exteriores, esta acción del entorno es tanto más importante cuanto más se acerca a los niveles superiores. En este caso, una de dos: o bien la alimentación externa no modifica para nada el desenvolvimiento de las síntesis, que se llevan a cabo entonces sin desviaciones respecto a la programación hereditaria, o bien hay divergencia u oposición entre la acción exógena del entorno y el proceso endógeno de las síntesis. Entonces es cuando éste reacciona y, como el proceso está dirigido por el genoma, la reacción en este nivel considerado de la epigénesis puede efectivamente ser tachada de «respuesta del genoma».

Pero ¿en qué consiste? Uno u otro de los niveles de la síntesis cuya existencia acabamos de recordar está caracterizado por un sistema de

regulaciones, o de cadenas causales, cada una de las cuales depende de las precedentes y rige las siguientes, pero con la exigencia de que, en el nivel considerado, el conjunto de las reacciones forme un sistema que esté a la vez abierto y cerrado en un ciclo [5], cuya forma más general se podría escribir, simplificando excesivamente las cosas:

$$(A \times A' \rightarrow C) \ldots (Y \times Y' \rightarrow B), (B \times B' \rightarrow Z), (Z \times Z' \rightarrow A),$$

donde A', B' ... Y', Z' son los alimentos exteriores y A, B, C ... Z, A los elementos del ciclo mismo. En este caso, y siempre con arreglo a generalizaciones abusivas pero obligadas, la respuesta del genoma, o más precisamente de los aparatos sintéticos regidos por él, se reduce a dos posibilidades: o bien la acción del entorno (simbolizable en forma de modificación de A' en A'' o de B' en B'', etc.) termina por destruir el ciclo y se bloquea el crecimiento, lo cual conduce a la muerte del organismo; o bien se acepta la acción, lo que equivale a decir que sigue siendo posible la clausura del sistema cíclico, pero por mediación de una transformación local (por ejemplo, el cambio exógeno de A' en A'' modificaría A en A_2, pero $A_2 \times A''$ continuaría dando B, sin alteración de las demás partes del sistema). Dicho de otro modo, la respuesta endógena, si es positiva, constituye una acomodación del sistema a la nueva situación exterior (entorno), pero conservando al máximo la cohe-

[5] Cf. los «integrones» de F. Jacob.

rencia cíclica de éste. En un determinado sentido, esta respuesta es conservadora e incluso limitadora, excluyendo las variaciones inaceptables y conservando de acuerdo con una especie de optimización todo lo que se puede conservar de las síntesis «normales». Pero, en otro sentido, esta respuesta es, no obstante, dinámica e incluso innovadora en la medida en que garantiza un ajuste del sistema anterior a circunstancias nuevas e imprevistas.

Sólo conviene insistir una vez más en el hecho de que este intento de interpretación de las respuestas acomodativas del genoma no afecta para nada al problema de la herencia, sobre el que volveremos en el capítulo 2. En efecto, las reacciones que se producen en un nivel superior de las síntesis no modifican necesariamente lo que sucede en los niveles que son inferiores a él. Ya que las «respuestas» de que hablamos por el momento sólo son fenotípicas, esto significa por el contrario que, una vez abolida la acción «actual» del entorno, resultante de la modificación de A' en A'', la respuesta acomodativa que transforma A en A_2 llega igualmente a su final, y el ciclo anterior ($A \times A' \rightarrow B'$, etc.) vuelve a recuperar sin más su forma y su equilibrio anteriores. Así pues, no se trata, en estas hipótesis, de fijación hereditaria o de transmisión de lo adquirido.

Por el contrario, si resultan aceptables las líneas generales así esbozadas, es evidente entonces que la riqueza de un genotipo en respuestas fenotípicas posibles es ventajosa para él, y que esta plasticidad es un índice de su vitalidad.

En un artículo muy sugerente [6], P. P. Grassé mantiene que, si las especies de planicie sometidas por Bonnier a las condiciones de las altas cumbres han dado integraciones somáticas de facies alpina, pero sin fijación hereditaria cuando vuelven a las condiciones normales, ha sido más útil para estos vegetales haber presentado esta flexibilidad que si hubiera habido formación de nuevos genotipos, que hubiesen resultado demasiado especializados. Puede que se exagere algo, pero parece indiscutible que un genotipo con múltiples fenotipos se ve favorecido desde el punto de vista de la adaptación y de la preadaptación. Por ejemplo, hemos constatado desde hace tiempo en algunas especies de moluscos terrestres repartidos por el Valais que había una correlación positiva entre la variabilidad de las especies en el llano, en cuanto a su tamaño, y la altitud que eran capaces de alcanzar con pequeñas variaciones [7]: la riqueza de fenotipos distintos del original constituye, pues, en este caso un factor de posible adaptación en la montaña. Lo cual nos conduce al problema de las normas de reacciones. En efecto, sabemos que, en función de los valores $V_1 \ldots V_n$ de una de las variables del entorno, un genotipo puede reaccionar de acuerdo con las formas de caracteres $F_1 \ldots F_n$, constituyendo las adaptaciones o fenotipos posibles del genotipo en cuestión según esta variable. Tal «norma de reaccio-

[6] *Savoir et action*, noviembre de 1972.

[7] J. PIAGET, «Corrélation entre la répartition verticale des mollusques du Valais et les indices de variations spécifiques», *Revue Suisse de Zoologie*, 28 (1920), páginas 125-153.

nes» es interesante sobre todo desde el punto de vista de los límites tolerados por el genotipo considerado, que no pueden ser sobrepasados, excepto en el caso en que se constituyan nuevas variaciones o combinaciones hereditarias, que conllevan entonces nuevas normas, distintas de la anterior. Pero a este respecto hay que hacer dos observaciones. Una es que si bien la norma de reacciones traduce de este modo las interacciones entre el entorno y las síntesis epigenéticas que acabamos de tratar, no permite de ningún modo trazar una frontera precisa en lo que, en los fenotipos en cuestión, depende de los factores exógenos y endógenos: solamente sabemos que los dos intervienen, los primeros porque existen variaciones que no son hereditarias y los segundos porque están limitados, pero la frontera entre los dos sigue sin determinarse. En segundo lugar, si bien es fácil construir normas de reacciones con una o dos variables del entorno, nunca se conoce el conjunto de las condiciones posibles, ni por lo tanto el conjunto de los fenotipos que aún no se han observado pero que son realizables. De ahí la complejidad de la determinación o de la caracterización de los genotipos en la naturaleza.

Las observaciones que preceden tienden a mostrar la existencia de dos tendencias o poderes antagónicos en el seno del sistema epigenético y era indicado subrayarlos desde el comienzo, porque su equilibrio o desequilibrio desempeñan sin lugar a dudas una función importante en la formación o en la ausencia de formación de las fenocopias. La primera de estas dos tendencias es naturalmente conservadora: es la que,

en el curso de síntesis sucesivas garantizadas por el genoma, las impulsa a respetar su programación, a seguir los «caminos necesarios» o «creodas» de los que habla Waddington, y a anular o compensar cualquier desviación según un mecanismo estabilizador pero referente a las trayectorias, produciendo por lo tanto una «homeorresis» y no sólo una homeostasis. Pero debe también mostrarse cuidadosamente una segunda capacidad del sistema epigenético: se trata no de una tendencia a la variación, lo cual sería absurdo, sino de una cierta flexibilidad, incluso selectiva, que hace más o menos aceptables, según los casos, las modificaciones impuestas por el entorno, de donde proviene la complejidad de los procesos que abarca en realidad la norma de reacción. En efecto, todo el mundo estará de acuerdo en que existe, por ejemplo, una gran diferencia, en el grado de aceptabilidad por la síntesis epigenética, entre las integraciones somáticas debidas al marchitamiento de un vegetal y sus simples variaciones de tamaño. En la primera situación, un *Sedum* medio ahogado y privado de luz por las «malas hierbas» que lo rodean y que son mucho más altas que él, puede sobrevivir no obstante durante semanas o meses y recuperar su forma normal una vez que se ha despejado el terreno: en este caso la integración somática se presenta bajo la forma de tallos muy largos y delgados, con hojas muy espaciadas, todo ello de color muy pálido. Por lo tanto, es evidente que se trata en este caso de acomodaciones soportadas pero en absoluto «deseables», aunque necesarias por el momento. Por el contrario, las variaciones habituales de ta-

maño tienen una utilidad mucho más duradera en la medida en que conllevan un ajuste de las superficies y de los volúmenes, y por lo tanto de las zonas de alimentación y de las masas que hay que nutrir: en este caso la integración somática responde a la vez a las condiciones del entorno y a las exigencias de las síntesis, pudiendo una misma programación hereditaria sin duda alguna dar lugar a márgenes apreciables de realización, ya que se trata de tener en cuenta múltiples factores, todos ellos muy variables.

En una palabra, la norma de reacción de un genotipo parece depender, entre otras cosas, de un compromiso entre dos tendencias distintas y de sentidos contrarios: una de conservación, que se opone a las variaciones peligrosas y desequilibradoras del entorno, y otra de plasticidad, que trata de utilizar las modificaciones exteriores en los límites en que pueden desempeñar un papel favorable aunque imprevisible en sus múltiples combinaciones. Ahora bien, se suscita de este modo un gran problema: el de los tipos de equilibraciones realizadas por los fenotipos (y nada excluye que se vuelva a encontrar bajo otras formas en el momento de la producción de las variedades hereditarias), según que el equilibrio alcanzado tras la acomodación constituya una simple vuelta a la forma anterior de estabilidad o a una forma análoga, o que, por el contrario, la equilibración vaya acompañada de una especie de optimización, es decir, que la forma de equilibrio perseguida sea la mejor posible para las condiciones dadas.

2. LA COMPLEJIDAD DE LOS FENOTIPOS

Esta conclusión de las observaciones precedentes sobre la epigénesis y las normas de reacciones muestra, en primer lugar, en qué medida el problema de las integraciones somáticas fenotípicas es más complejo y por otra parte más interesante de lo que a menudo se supone. Por el hecho de que una adaptación fenotípica se deba a una acción del entorno y de que tales acciones exógenas no conduzcan a la transmisión hereditaria de sus efectos, se concluye muy a menudo y demasiado rápidamente que el mecanismo de las variaciones fenotípicas no tiene interés para la teoría de las transformaciones evolutivas, mientras que la comprensión de lo que sucede en un nivel cualquiera de variación sólo puede instruirnos (por el juego tanto de las oposiciones como de las analogías) sobre los mecanismos propios de otros escalones.

Ahora bien, el interés principal, y precisamente la primera lección que hay que sacar del examen de las variaciones fenotípicas, es que no se reducen en absoluto a una forma única, como si todo sucediera en el mismo nivel del desarrollo epigenético. Todo lo contrario: hay que distinguir con cuidado las variaciones que se

producen en el nivel superior, el de la forma de los órganos, y esto incluso frecuentemente con una intervención de los factores del comportamiento (en forma de costumbres adquiridas y no innatas), las variaciones que se manifiestan en el nivel de los tejidos, o de las conexiones intercelulares, etc. En resumen, existe toda una gama de variaciones no hereditarias, pero de las que las del nivel superior conllevan la máxima parte de influencias del entorno frente a una programación innata, pero de naturaleza global (morfogénesis de tal o cual órgano), mientras que en los niveles elementales la variación se encuentra cada vez más sometida a los reguladores hereditarios, tendiendo entonces las acciones del medio a reducirse a una especie de desencadenamientos más que a directivas orientadas.

Pero independientemente de esta primera dimensión esencial en la clasificación de las variaciones no hereditarias, hay que considerar también una segunda dimensión, que sin duda alguna es importante para la discusión del problema de las fenocopias: la del grado de equilibrio alcanzado por el fenotipo según que llegue a acomodaciones más o menos estables (esto conlleva un significado bastante preciso en el caso de los *Sedum*, en el que grupos enteros pueden reproducirse durante años mediante reproducción vegetativa, dependiendo por tanto de una misma generación génica, pero con producción de múltiples integraciones somáticas posibles). A esto se añade la cuestión, entrevista con anterioridad, de la naturaleza de este equilibrio, según que se trate de una simple con-

servación, con vuelta al estado anterior cuando se neutralicen las perturbaciones, o que se asista a una equilibración con optimización o por lo menos mejora, es decir, a la realización de una forma mejor de equilibrio. En efecto, ni que decir tiene que tales cuestiones son de una importancia evidente para nuestro problema general de la fenocopia, porque el hecho de que una adaptación fenotípica pueda ser reemplazada, en un momento determinado, por un genotipo de caracteres análogos (por lo menos aparentemente) debe depender en parte de las propiedades más o menos estables y de los valores más o menos óptimos de la integración somática fenotípica inicial. Pero quedan naturalmente por hallar las razones de tal dependencia eventual. Por ejemplo, simplemente porque un fenotipo sea estable y se reproduzca sin cambiar en cada nueva generación (como las adaptaciones somáticas comprimidas de una raza de las *Limnaea* hereditariamente alargada), ¿existen más probabilidades de que un genotipo de la misma forma le suceda? O, por el contrario, cuando una variación fenotípica es estable y además tiene un carácter ventajoso desde el punto de vista de la optimización (como es, en el nivel del comportamiento, el aprendizaje de la lengua materna por generaciones sucesivas), ¿habrá menos probabilidades de que se produzca una fenocopia mediante un nuevo genotipo, ya que la adaptación fenotípica cubre todas las necesidades (y efectivamente ninguna lengua se ha fijado jamás hereditariamente en la especie humana)? Parece evidente que esta segunda solución es la más probable. Desgraciada-

mente ni la evaluación de un grado de equilibrio, ni la de su nivel de optimación, y aún menos la dependencia eventual entre estos factores y la producción de una fenocopia, son actualmente accesibles a determinaciones verificables. Pero esto no es una razón para no tratar de precisar el sentido de estos problemas ni para no discutir ciertos hechos que parecen significativos.

I A

Comenzando por la clasificación de los fenotipos según el nivel de las síntesis epigenéticas en que el entorno se encuentra en conflicto con la programación génica, el primer nivel que hay que considerar es el más global o exterior, que no concierne por tanto sino a la morfología de los órganos. Volviendo a considerar el ejemplo de las limneas de pantano o lacustres, el órgano considerado será su concha o caparazón, que es segregado por la epidermis en el curso del crecimiento, no poseyendo el animal que sale del huevo más que una vuelta y media de espira, cuando ésta está constituida por cerca de siete vueltas en el estado adulto. Pero esta construcción de la envoltura testácea está minuciosamente regulada por la información genética, ya que difiere de forma estricta de una especie a otra: la *Limnaea stagnalis* lleva un caparazón muy alargado con una espira larga y puntiaguda, la *Limnaea palustris* una concha de forma aún más alargada pero menos puntiaguda, mientras que las *Limnaea auricularia, ovata* y *peregra* tienen una concha más recogida, presentán-

dose la primera de las tres en particular en una forma muy contraída, con una espira corta y una abertura muy grande. En los pantanos, estanques o canales, la *Limnaea stagnalis* presenta algunas variaciones en cuanto a su forma alargada, y cultivos en acuario en condiciones idénticas nos han permitido volver a encontrar tres variedades hereditarias o genotipos conocidos: la var. I *subula*, particularmente esbelta (fig. 1), una forma II que corresponde al tipo más frecuente de la especie, y una variedad III, *turgida*, más recogida, que vive en general en el cieno de pequeños charcos. Estas tres variedades se vuelven a encontrar en los lugares tranquilos de los grandes lagos, o en las bahías suficientemente provistas de vegetales (potamots, etc.) para que las limneas vivan en ellas sin problemas de crecimiento. Por el contrario, en las orillas agitadas por los vientos y las olas, sin pastos acuáticos y caracterizadas por un fondo de guijarros con poca pendiente, la raza III y en ocasiones la II, cuando se han acomodado allí, presentan adaptaciones muy contraídas. Se trata desde luego de fenotipos, como lo muestran el cultivo de sus descendientes en acuario o los cambios bruscos de forma (fig. 3 del capítulo 1) en caso de modificación del entorno durante el crecimiento. Aún no hablemos, pues, de los genotipos *lacustris* de los que nos ocuparemos en el capítulo 3, sino únicamente de las integraciones somáticas que no son hereditarias.

Su formación es entonces fácil de explicar. Durante todo su desarrollo, es decir, entre las construcciones de la primera y de la séptima

vueltas de la espira, el animal tiene que resistir a las olas, los días agitados, y para ello es necesario que se adhiera fuertemente a la roca o guijarro sobre el que se encuentra. Esto le es fácil, haciendo de ventosa en ese caso su superficie peduncular, e incluso de forma bastante resistente (como en el caso de las lapas). Pero esto implica dos consecuencias simultáneas. Por una parte, la limnea en crecimiento se estira sin cesar sobre su músculo columelar, es decir, el músculo que le une a su concha mediante fijación sobre la columela o eje de la espira: el resultado es que esta espira en formación sufre constantemente efectos de tracción, que tienden a contraerla. Por otra parte, cada vez que se aplica la concha contra el soporte rocoso hay dilatación de la abertura. Estos dos efectos unidos de acortamiento de la espira y ensanchamiento de la abertura modifican de este modo profundamente la forma total del caparazón, que se hace globuloso y desencadena por tanto un proceso que se puede calificar de «patelización» (en el sentido de una supresión de la espira y de una forma general de capuchón con gran abertura).

Vemos por lo tanto que en tales fenotipos el programa hereditario que asigna su morfología al órgano protector del conjunto que es la concha resulta bastante modificado por las acciones mecánicas del entorno (agitación del agua) y las respuestas igualmente mecánicas del animal: tracción o contracción de un músculo y aplicación con frotamiento de la abertura del caparazón sobre el soporte. Es importante subrayar

además que estas respuestas adaptativas del animal no son exclusivamente fisiológicas, sino que son el resultado en una buena medida de su comportamiento. Por una parte, la aplicación del pie que hace ventosa contra la piedra es un reflejo, pero, por otra, hay que añadir un factor de hábito que refuerza su acción. En efecto, los individuos de los pantanos de esta especie *stagnalis* poseen el mismo reflejo, pero se sirven poco de él (observaciones en acuario) y, en caso de sacudida, reaccionan la mayor parte de las ocasiones desprendiéndose de su soporte y dejándose caer al fondo limoso: ahora bien, esta segunda conducta sería en general mortal para los individuos lacustres (la rotura de la espira implica entre otras cosas heridas en el hígado) y es curioso observar que, colocados en un acuario, los fenotipos procedentes de un lago la utilizan muy raras veces. Se añade, pues, al fenotipo morfológico un comportamiento adquirido (elección sistemática de una reacción) y por lo tanto igualmente fenotípico.

Pero hay más. En este caso de una adaptación fenotípica que afecta a la vez a la forma de un órgano y al comportamiento, no se puede considerar la función del entorno como si fuera esencialmente perturbadora. Por el contrario se trata de una de esas situaciones en que el organismo escoge su entorno y lo hace, en este caso particular, incluso de una manera doblemente activa, ya que, por una parte, nada le obliga a dejar el pantano o la bahía tranquila del lago para fijarse en las orillas expuestas y, por otra, nada le obliga a permanecer en tales condiciones en lugar de ponerse a cubierto en la zona

sublitoral en que la variedad *Bollingeri*[1] conserva una forma alargada (pero de pequeño tamaño) en las aguas tranquilas de 10 a 30 m. de fondo. Hay un hecho importante que observar desde el punto de vista de la equilibración maximizadora, ya que la respuesta adaptativa conlleva en este caso, además de las compensaciones, una ventaja indiscutible en forma de ampliación del entorno y de mayor adaptabilidad.

Como sólo nos hemos dedicado al análisis de los fenotipos, no es aún el momento de hablar de los genotipos constituidos por las variedades *lacustris* y *bodamica* que les corresponderán (véase cap. 3) en ese bonito caso de fenocopia proporcionado por las *Limnaea stagnalis* en su adaptación a la vida de los lagos.

I B

Por lo que respecta ahora a los fenotipos que se producen tanto al nivel de los tejidos como de los órganos, se pueden citar las variaciones de tamaño, que son interesantes en cuanto a las regulaciones o equilibraciones que intervienen en los intercambios o interacciones entre las condiciones del entorno y la realización de los programas hereditarios de las síntesis epigenéticas. Se conocen, por ejemplo, las reglas de Bergmann y de Allen a propósito del aumento

[1] Var. *Bollingeri* Piaget, variedad nueva indicada en nuestro estudio sobre «Les mollusques sublittoraux du Léman», *Zoogischer Anzeiger* (Leipzig), 42 (1913), páginas 619-624.

del tamaño de los animales en función del descenso de las temperaturas, y cuya explicación sería que, al implicar esta modificación una disminución de la superficie proporcional al volumen, habría también de este modo economía en la transpiración. Ahora bien, según Hovasse, esta variación de tamaño sería «primitivamente fenotípica» [2]. En el caso de los vegetales, que nos afecta más a propósito de los *Sedum*, se observa por el contrario una disminución del tamaño en los entornos desfavorables, así como a partir de determinadas altitudes. En este último caso, uno de los factores en juego es sin lugar a dudas el aumento de los rayos ultravioletas, pero de forma general el aumento de superficie en relación con la disminución del volumen favorece la alimentación (asimilación clorofílica para las hojas y humedad para las raíces) y reduce la masa de volumen por alimentar. Ahora bien, es corriente, especialmente en las situaciones desfavorables e independientemente de la altitud, que estas variaciones se presenten en forma fenotípica; tras las experiencias bien conocidas de G. Bonnier, se ha demostrado que las adaptaciones de facies alpina de especies transplantadas a la montaña han conservado esa condición no hereditaria.

En cuanto a los *Sedum*, observamos continuamente esos fenotipos de pequeño tamaño. Hemos mencionado en el capítulo 1 los del *Sedum album*, y volveremos en el capítulo 3 sobre los

[2] Volumen *Biologie*, de la Encyclopédie de la Pléiade, página 1679.

del *S. sediforme*. Al revés hemos visto que, en una tierra momentáneamente abonada, se producen fenotipos de gran tamaño que vuelven a su tamaño normal una vez que se ha agotado el abono. Todo esto es completamente banal, pero había que recordarlo para discutir en el capítulo 3 sobre la condición de fenocopia de nuestra variedad hereditaria *parvulum*.

Por el contrario, una variación fenotípica bastante curiosa que afecta también al tamaño es la de los moluscos acuáticos en relación con el tamaño de los acuarios e incluso de los charcos en que viven. En los acuarios de un litro, en los cuales hemos cultivado innumerables especímenes de las razas I a V de la *Limnaea stagnalis*, todos han conservado un tamaño muy reducido, mientras que en estanques más amplios su tamaño aumenta. Pero éste varía igualmente con la extensión de las pequeñas charcas de agua en las cuales se los encuentra en la naturaleza, lo cual hemos podido verificar muchas veces, especialmente con ocasión de la reducción de un pequeño estanque en que habíamos depositado cultivos. Ahora bien, no se ve bien cómo opera este factor de la amplitud del entorno, porque la cantidad de alimento, fácil de dosificar en un acuario, no parece desempeñar una función preponderante. Habría que creer, pues, que en este caso, como en el de la misma forma del caparazón, el comportamiento desempeña una determinada función, siendo necesario un espacio suficiente para los movimientos o el ejercicio a fin de que se produzca un crecimiento normal.

I C

A medida que las infracciones entre el entorno y las síntesis epigenéticas se acercan al nivel de las conexiones intercelulares, la función de los factores exógenos en la producción de los fenotipos es cada vez menos formadora y se reduce cada vez más a las puestas en marcha o inhibiciones de formación ya previstas en la programación hereditaria. Por ejemplo, en el caso de la pigmentación de la piel bajo la influencia de los rayos solares, no son éstos los que producen la pantalla melánica en las células epidérmicas, como las olas engendran la contracción de la concha de las limneas, ya que la melanina y su regulación dependen de un sistema ya montado, que el entorno se limita a activar. Igualmente, el frotamiento que produce callos en el hombre no engendra el aparato de queratinización igualmente epidérmica que permite esta formación, sino que desencadena su activación, lo cual es muy diferente.

En el caso de nuestros *Sedum sediforme*, mientras que el tipo de especie es de color glauco, las formas habituales de la var. *parvulum*, así como los fenotipos de pequeño tamaño que la imitan, son de color verde más o menos oscuro, y nuestro colega, el botánico Grépin, ha verificado que a tamaños iguales los ejemplares verdes poseían más clorofila y demostraban mayor capacidad fotosintética [3]. Ahora bien, la si-

[3] A excepción de las edades de las ramas, que eran prácticamente equivalentes.

guiente observación parece instructiva: mientras que los *S. sediforme* del Mediodía francés son insensibles al hielo, los ejemplares glaucos de las Baleares (Ibiza) se helaron en Ginebra excepto algunos tallos que rebrotaron, pero que entonces produjeron hojas verdes. Parece por tanto que el paso del glauco al verde, que se observa en los especímenes de pequeño tamaño, en los individuos privados en parte de luz (por ejemplo en los bosques al norte del Tibidabo en Barcelona) y en el caso de estos rebrotes después de la helada, muestra reacciones compensadoras a situaciones desfavorables. Pero se trata una vez más del desencadenamiento por el entorno de aparatos cuya estructura y regulaciones estaban ya dados de modo genético y no de formaciones nuevas bajo el efecto de factores exógenos.

En suma, se comprueba, pues, que hay formas distintas de fenotipos o de reacciones fenotípicas según los niveles de las síntesis epigenéticas, siendo los niveles superiores (morfología de los órganos) aquellos en que las acciones del entorno son las más formadoras y en que las síntesis dirigidas por el programa genético deben responder con el máximo de plasticidad, mientras que a medida que nos acercamos a los niveles inferiores o elementales las reacciones están cada vez más dominadas por el programa y por las regulaciones hereditarias, reduciéndose la función del entorno en último extremo a la de desencadenador. Esto es particularmente cierto en adaptaciones ocasionales como en los casos de cicatrización o regeneración local.

II

Ahora bien, estas distinciones entre las diversas clases de reacciones fenotípicas son esenciales desde el punto de vista de la equilibración. A grandes rasgos conviene considerar dos formas de equilibrio, de las cuales la primera predomina en los niveles superiores de las síntesis y la segunda en los niveles de origen, aunque esta segunda se vuelve a encontrar en todos los niveles. La primera forma es la que concierne a las relaciones entre el entorno exterior y las síntesis epigenéticas: en el caso de las limneas lacustres el equilibrio de los fenotipos se consigue de este modo cuando a un cierto grado de agitación del agua corresponde un cierto grado de contracción de la concha que permite una fijación suficiente del animal a su soporte.

Pero existe un segundo factor de equilibrio, referente a las interrelaciones de los niveles de síntesis en juego. Por una parte, cada nivel conlleva naturalmente sus propios aparatos reguladores: ya se trate de reacciones intercelulares, intracelulares, de los tejidos o de la morfogénesis de los órganos particulares, cada nivel presenta sus particulares regulaciones; pero además es necesario, para que la epigénesis se desarrolle sin accidentes, que subsista constantemente un cierto equilibrio entre las regulaciones propias de un nivel determinado y las de los niveles inferiores o superiores de éste. De ahí surge una segunda forma de equilibrio: para que se constituya un fenotipo y sea por lo tanto aceptable en función de la norma de reacciones del genotipo considerado, es necesario que la

modificación adaptativa alcance un equilibrio, no solamente en relación con las síntesis endógenas del nivel en cuestión, sino también en relación con el conjunto de las interregulaciones que unen entre sí a los diferentes niveles.

Los procesos que conducen a estas dos clases de equilibrio consisten naturalmente, por una parte, en ensayos o tanteos en los límites de las posibles variaciones, lo cual constituye la fuente de modificaciones nuevas que caracterizan al fenotipo que aún está sin realizar, y, por otra parte, en *selecciones* que consagran el éxito o el fracaso de las transformaciones propuestas. Dicho brevemente, siempre hay de modo sucesivo variación y selección, como en cualquier novedad biológica, excepto que en este caso no se trata más que de variaciones no hereditarias.

La fuente de los ensayos difiere según los niveles. En el nivel superior —por ejemplo el de la modificación de un órgano como el de la concha de las limneas (véase más arriba I A)—, hemos visto que incluso había que situarla en el seno de los comportamientos, ya que el animal reacciona activamente a las perturbaciones que se producen en el entorno que ha escogido. En niveles menos elevados, los ensayos son relativos a una cierta flexibilidad en las regulaciones innatas, cuando el funcionamiento sintético choca con un cierto desequilibrio, pero por supuesto sin que se trate todavía de nuevas variaciones génicas (mutaciones, etc.).

En este punto se impone una distinción importante en cuanto a la selección, que es el resultado de la de las dos formas de equilibrio que hemos distinguido anteriormente. En efecto, en

lo que respecta al equilibrio entre la modificación adaptativa y el entorno, es evidente que la selección encargada de retener los ensayos coronados por el éxito y descartar los fracasos será la que corrientemente se designa con este nombre y que denominaremos «exterior» pensando en factores que pertenecen, en cuanto selectivos, a ese entorno externo. Por el contrario, en lo que se refiere al equilibrio entre las variaciones o ensayos nuevos y el sistema de las interregulaciones que caracterizan la epigénesis, interviene otro tipo de selección, que podemos llamar, como hace Baldwin, selección orgánica, cuyos factores selectivos están constituidos no solamente por estos reguladores endógenos, sino también por el conjunto del entorno interior de cuyo funcionamiento es solidario.

Volviendo entonces a lo que decíamos al final del capítulo 1 en cuanto a las dos tendencias discernibles en el seno de la epigénesis, una de estricta conservación, reconocible en el hecho de que la reequilibración tras la perturbación debida al entorno consiste en una vuelta pura y simple a la forma anterior de equilibrio, y otra de flexibilidad o incluso optimización, que trata de encontrar si no una mejora, por lo menos el mejor equilibrio compatible con los datos del momento, podemos concluir lo que sigue en lo que atañe a los fenotipos y a sus diferentes niveles de formación. En los niveles superiores, en que el comportamiento desempeña una función que no es despreciable, este comportamiento, como hemos visto a propósito de las adaptaciones de limneas, está lejos de limitarse a compensaciones en respuesta a perturbacio-

nes o agresiones del medio: puede consistir por el contrario en conductas conquistadoras, que buscan una ampliación del entorno hasta ese momento ordinario, en este nuevo caso con explotación de las variaciones posibles y, en ocasiones, ampliación de la norma de reacción (los fenotipos lacustres que salen de las fronteras inferiores de contracción de los fenotipos de agua estancada).

En los niveles intermedios, es evidente que la función principal del fenotipo consiste en responder a las perturbaciones exógenas por medio de variadas adaptaciones, según las circunstancias, y hemos mencionado a este respecto las integraciones somáticas que afectan al tamaño y al color de los *Sedum*. Pero un estudio detallado del conjunto de sus variaciones no hereditarias (análisis descuidado en exceso por los biólogos especializados en genética en sentido estricto) nos ha mostrado la existencia de otros muchos fenotipos que es difícil no interpretar como mejoras locales en vez de reacciones necesarias. Así, independientemente del tamaño general de la planta, que depende evidentemente de los factores de alimentación, de luz, de temperatura y de suelo, sucede que se pueden observar, en un mismo tamaño global y en arriates muy cercanos, grupos de individuos con ramas secundarias proporcionalmente cortas o alargadas, provistos de hojas en toda su longitud o pelados en sus 9/10 partes con una mata abundante de hojas en su extremidad; la forma general de la planta puede ser erecta, o por el contrario poco elevada con tallos que se arrastran por el suelo; las hojas pueden ser ca-

ducas, con rebrotes ricos y normales en primavera o por el contrario durar todo el invierno, etcétera. Ciertamente nuestra inevitable falta de información hace imposible trazar una frontera segura entre lo que es impuesto por un determinismo de dirección única y lo que es explotación de las variaciones posibles, pero buenas razones teóricas hacen pensar que en un sistema parcialmente abierto, cuyo equilibrio es cuestión de conservación mutua de las partes y no de energía potencial mínima como en un estado físico estacionario, el conjunto de los trabajos virtuales no compensados desempeña una función fundamental, de donde surge la flexibilidad que creemos discernir además de las evidentes tendencias a la conservación.

Queda entonces por tratar (en el capítulo 4) la formación de las variaciones hereditarias, y, si lo que precede es aceptable, ni que decir tiene que se planteará la cuestión simétrica (como se plantea actualmente a numerosos autores) de si la producción de las mutaciones es completamente aleatoria o si se presenta como una especie de *scanning*, explorando las regiones en que se manifiesta un desequilibrio en el seno de un sistema tan fuertemente integrado como el de las conexiones intracelulares.

En cuanto al problema esencial ya mencionado de las relaciones entre las diferentes formas de equilibrio propias de los fenotipos y la producción de las fenocopias, ya se ve desde este momento cuál será nuestra hipótesis: que un fenotipo que ha realizado un equilibrio óptimo entre las acciones del entorno y las regulaciones, incluyendo las interregulaciones que caracteri-

zan las síntesis epigenéticas, hace inútil la formación de fenocopias por nuevos genotipos, mientras que un fenómeno que deja subsistir los desequilibrios internos (que corresponden en particular a las formas de equilibrio de tipo II), sólo puede abrir camino a variaciones genotípicas que se orientan en la dirección de las regiones en las que el sistema funciona mal y en las que un *scanning* con selección orgánica o interna resolverá los problemas a los que el fenotipo no ha podido encontrar una solución completa.

3. ANALISIS SUMARIO DE ALGUNOS DATOS DE OBSERVACION

En este punto conviene describir a grandes rasgos los datos que nos permiten hablar de fenocopia en los casos anunciados de la *Limnaea stagnalis* y de los *Sedum sediforme*, habiendo de resolver dos cuestiones en este capítulo, independientemente de los problemas de interpretación reservados a los capítulos 4 y 5: los parecidos o diferencias entre los genotipos considerados (es decir, ciertas variedades hereditarias de estas especies) y los fenotipos correspondientes, y la anterioridad cronológica de la formación de unos con relación a los otros.

I A

Comenzando por esta última cuestión, el caso de las limneas parece claro en cuanto a la formación inicial de los fenotipos contraídos en relación con los genotipos *lacustris* (raza IV) y *bodamica* (raza V), cuya presencia hemos podido advertir sólo en las orillas expuestas al viento y con una pendiente poco inclinada de los lagos de Constanza (Bodan), Neuchâtel y Lemán. En efecto, las tres razas I-III de agua es-

tancada pueden habitar en los grandes lagos, ya sea en las bahías tranquilas o en las orillas expuestas, pero sin playas, es decir, cuyas aguas son en seguida profundas y tienen en su superficie plantas acuáticas, en el seno de las cuales pueden vivir las limneas. De este modo la forma más alargada, denominada var. *subula,* vive en los lagos italianos y se encuentra en estado subfósil en la creta lacustre de los alrededores de La Tène, en lugares que hoy día están ocupados por playas de guijarros, poco inclinadas y pobladas por fenotipos contraídos y de variedad *lacustris.* Parece, pues, que el poblamiento de los lagos por la *Limnaea stagnalis* comenzó por una fase durante la cual se introdujeron razas normales I-III en los entornos más parecidos a los de los estanques o pantanos, y luego se extendieron progresivamente por las otras estaciones, inicialmente mucho menos favorables (o incluso, aunque excepcionalmente, tuvieron que soportar sobre el terreno un cambio de entorno como en La Tène). La distribución actual de la especie en los lagos es, pues, la siguiente: 1) las razas I-III se encuentran sin cambios apreciables en las aguas tranquilas o pobladas por vegetales; 2) las var. *lacustris* (IV) y *bodamica* (V) se localizan exclusivamente en las orillas con guijarros, con poca pendiente y expuestas a las olas; 3) en las zonas intermedias entre estos dos extremos se observa una mezcla de estos genotipos IV y V y de fenotipos de raza II y sobre todo III, sin poder distinguir en general estos fenotipos de los genotipos, a no ser por cultivo de sus descendientes inmediatos en acuario; 4) finalmente, en la zona sublitoral vive

una variedad pequeña y alargada *(Bollingeri)* procedente sin duda alguna de las *subula.* Teniendo en cuenta esta situación actual y lo que se sabe de las formas subfósiles de la creta lacustre, parece, pues, que es casi evidente que los fenotipos contraídos precedieron a la formación de las var. IV *lacustris* y V *bodamica.*

Una vez dicho esto, quedan por caracterizar los genotipos IV y V desde el punto de vista de sus caracteres morfológicos y de su génesis exclusivamente lacustre, para asegurarnos del hecho de que se han constituido realmente como prolongación (pero sin prejuzgar la naturaleza o el mecanismo de esta prolongación) de los fenotipos contraídos. Se puede expresar la contracción de la concha de estas limneas por la relación entre la mayor altura de la abertura y la altura total del caparazón. Si tomamos las medias de las estaciones de las formas de aguas estancadas (estando ocupada cada estación por una población en la que hemos medido un gran número de ejemplares para sacar la media), hallamos índices que oscilan entre 1,65 *(turgida)* y 1,89 *(subula).* En 65.000 individuos examinados (en toda la Suiza francesa, una parte de la Suiza alemana y del Tesino y en las abundantes colecciones de numerosos museos de Europa) hemos encontrado que el primer milésilo (frontera entre el individuo más contraído y los restantes 999) tiene una media de 1,529, es decir 1,53 [1]. Ahora bien, las poblaciones de la var. *lacustris* (fig. 2) y de la var. *bodamica* (idéntica

[1] Esta media se ha mostrado muy constante a partir de las 30 a 40.000 mediciones.

forma contraída pero reforzada con un borde superior de la abertura que se eleva un poco por encima del punto de inserción) dan medias que se extienden entre 1,31 y 1,45 más o menos (el ejemplar más contraído ha sido de 1,14 y la media general de estas razas IV y V en los lagos ha dado 1,35). Señalemos además el hecho de que la *Limnaea stagnalis* es muy común y ha sido señalada en los muy numerosos estudios faunísticos aparecios desde comienzos del siglo XIX: ahora bien, nunca se han indicado estas formas contraídas fuera de los grandes lagos de diferentes países. Para establecer el carácter hereditario de estas variedades *lacustris* y *bodamica* hemos procedido, por otra parte, a numerosos cultivos en acuario (recipientes de un litro cada uno, con la misma forma, con una alimentación idéntica consistente en hojas de lechuga), lo que precisamente ha permitido disociar las razas I a V (con cinco a seis generaciones sucesivas cada una y éstas a partir de un cierto número de estaciones diferentes en la naturaleza). Las medias observadas han sido:

I *(subula)*	II (tipo de la especie)	III *(turgida)*
1,85	1,78	1,68

IV *(lacustris)*	V *(bodamica)*
1,54	1,43

Vemos que se trata en realidad de genotipos (o de *pools* genéticos) muy distintos y estables. Además el cruzamiento entre las razas I y V ha dado una segregación mendeliana en la segunda generación de descendientes.

I B

Pero si bien todo lo que antecede habla muy a favor de la existencia de variedades hereditarias que han sucedido a fenotipos contraídos, quedaba por responder una importante objeción que rápidamente nos presentó nuestro colega Guyénot: ¿no provendrán estas razas contraídas de mutaciones completamente aleatorias, es decir, que pueden producirse en cualquier lugar, tanto en los pantanos como en los lagos, pero que son eliminadas de las aguas estancadas por un factor selectivo cualquiera, por ejemplo, por una insuficiencia de oxígeno? Entonces, en 1927, depositamos, en un pantano de la planicie de Vaud, que nunca había tenido *Limnaea stagnalis*, un cierto número de huevos de la raza v. Ahora bien, los ejemplares que surgieron conservaron perfectamente su forma contraída lacustre y, si bien el pantano fue desgraciadamente desecado en 1943, los 927 individuos recogidos hasta entonces proporcionaron un índice de contracción de 1,39 (por lo tanto intermedio entre la media de 1,35 en los lagos y la de 1,43 en acuario). Es, pues, evidente que la misma raza v puede vivir perfectamente en aguas estancadas y conservar en ellas sus caracteres. Deducimos de esto que no se trata de una mutación aleatoria cualquiera que puede producirse en cualquier lugar y que, si bien su desarrollo se encuentra ligado a unas condiciones lacustres limitadoras y exclusivas, en el seno de las cuales ya las razas II y III dan fenotipos contraídos, tiene que haber una relación entre este fenotipo y este genotipo, sucediendo el se-

gundo al primero y constituyendo su fenocopia, pero de acuerdo con un mecanismo que queda absolutamente por precisar.

II A

Estudiando la caída de las ramas secundarias de los *Sedum* hemos descubierto por casualidad, como ya se ha dicho, una variedad desconocida de tamaño muy pequeño de *Sedum sediforme*, a la que hemos denominado *parvulum*, que ha demostrado ser hereditaria. Variaciones sistemáticas de esta clase se vuelven a encontrar en varias especies de *Sedum:* el *S. album* da también la bien conocida variedad *micranthum*, el *S. ternatum* (de los EE. UU.) y el *S. anglicum* proveen también formas pequeñas denominadas *minus* por Praeger, y esta última variedad enana se ha extendido por las rocallas del jardín botánico de Bronx, en Nueva York, de donde hemos trasplantado algunas matas que en Ginebra han conservado su minúsculo tamaño al lado de los *anglicum* normales. Igualmente el *S. Ewersii* conlleva una variedad *homophyllum* de tamaño reducido y el *S. hispanicum* una variedad *minus* o *glaucum* con la misma característica. Así, pues, era interesante estudiar de cerca nuestra var. *parvulum* y situarla en relación con la gran variabilidad del *Sedum sediforme*, centrándonos especialmente en el problema de la fenocopia, porque en ciertas situaciones se pueden encontrar fenotipos que son sumamente parecidos. Pero son indispensables

algunos comentarios previos a fin de situar bien el problema.

El *S. sediforme* Jac. (también llamado *Nicaense* All. o *altissimum* Poiret) es la mayor especie europea del grupo *reflexum*, y está muy extendida por todo el Mediterráneo; es difícil evaluar su tamaño general, a causa de su polimorfismo, pero lo que nos interesa es la medida de las hojas que son carnosas y mucronatas. En el caso del tipo de la especie que denominaremos la forma *altissimum*, la longitud media de estas hojas (desde su inserción hasta la base del mucrón o punta terminal variable) es de 14 mm más o menos (fig. 4), mientras que es de 6 a 6,5 mm como media en los *parvulum* (fig. 5).

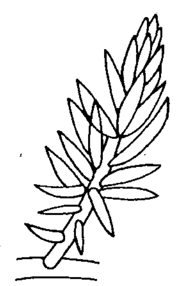


Fig. 4. Rama de *altissimum*. (Tamaño natural.)

Naturalmente, entre las dos encontramos formas intermedias, pero centradas en una forma

bastante estable, que denominaremos *medium*, en la que la longitud de las hojas glaucas presenta una media de 9,5 a 10 mm (todo esto sobre centenares de mediciones). En cuanto a la anchura de las hojas, expresada en porcentaje de la longitud, esta relación, o proporción R, es de R = 29 más o menos en los *altissimum*, de R = 30 más o menos en los *medium* y de R = 38 en los *parvulum*. Un carácter aún más distintivo es el espesor de las hojas, expresado también



Fig. 5. Rama de *parvulum*. (Tamaño doble del natural.)

en porcentaje de la longitud. Esta nueva proporción R′ es de R′ = 16 más o menos en el tipo *altissimum*, de R′ = 19 a 20 en los *medium* y de R′ = 27 más o menos en los *parvulum*. Los otros caracteres significativos de esta pequeña variedad son un color casi siempre verde oscuro, y no glauco, la frecuencia relativa de los individuos con hojas caducas (hasta 90 plantas de

cada 100, en arriates con una iluminación media) y sobre todo un número sorprendentemente elevado de separaciones y caídas de ramas secundarias (reproducción vegetativa), mientras que esta tendencia ya es muy pronunciada en los *altissimum* y *medium*. Estas propiedades de la var. *parvulum* parecen, pues, características de una adaptación a las situaciones difíciles, muy diferentes de las estaciones meridionales en las que el *S. sediforme* es floreciente. Como ya se ha dicho, el pequeño tamaño general con aumento de la supérficie en relación con el volumen [2] favorece la alimentación; las hojas cortas pero gruesas se llenan de reservas líquidas, el color verde constituye la muestra (según las medidas del prof. Grépin) de una mayor cantidad de clorofila y capacidad fotosintética de las hojas glaucas. A ello hay que añadir la posible caducidad de estas hojas cuando hay ausencia de pleno sol, y la abundancia de la reproducción asexuada (ausencia relativa de flores).

En realidad, hemos descubierto en grandes cantidades esta variedad *parvulum* en múltiples avenidas cubiertas de grava del mayor cementerio de Ginebra, así como en las rocallas de una tumba abandonada desde hacía demasiado tiempo como para proporcionar cualquier información sobre el lugar de origen de la planta. Unicamente es interesante esta especie de pro-

[2] Para aclarar las ideas y a pesar de la dificultad de la medición, el tamaño general de los tallos de *altissimum* llega hasta 20 y 30 cm, mientras que los de los *parvulum* no sobrepasan casi los 10 cm; arriates enteros sólo contienen ejemplares de 2 a 4 cm de altura.

pagación subespontánea, a pesar de las limpiezas (pero antes del uso de herbicidas)[3]. Transplantamos entonces un cierto número de ejemplares a nuestro jardín de Ginebra (en diversas condiciones), a las rocallas de nuestro colega A. Rey (igualmente cerca de Ginebra), a terrenos del Valais, a 900 y a 1.600 m de altitud y a lugares rocosos de las mismas regiones. En todas estas estaciones, la forma *parvulum* se mostró notablemente constante, con una reproducción sobre todo vegetativa, pero también sexuada. Siendo por tanto la hipótesis que se trata de una adaptación a las situaciones que se salen de las condiciones normales de la especie, hemos hecho algunas investigaciones en puntos fronterizos de su área, tanto en altitud como en regiones septentrionales para ella. Hemos tenido la suerte de volver a encontrar una forma *parvulum* en Bérarde (a unos 1.700 m), pero glauca (¿efecto del sol de la montaña?), y su cultivo en la planicie ha conservado sus caracteres. Además, cerca de Valence en diversas estaciones, y en los alrededores de Bagnères-de-Luchon, en los Pirineos, del mismo modo que hacia los 1.000 m no muy lejos de Barcelona, hemos recogido pequeñas formas verdes (así como *medium* verdes en el Tibidabo), que presentan el interés de ser intermedias entre *medium* y *parvulum*, pero con un cierto número de fenotipos que poseen todos los caracteres del

[3] Tras el empleo de éstos, no ha desaparecido sin embargo la variedad en cuestión, y hemos vuelto a encontrar varias matas con los mismos caracteres, unos diez años más tarde.

parvulum. Hemos hecho las mismas observaciones en Drôme y en Mont Ventoux, pero en ejemplares glaucos. Por otra parte, entre los miles de ejemplares cultivados en Ginebra y en Valais hemos encontrado, aunque de modo excepcional, algunos verdes que volvían a la variedad *medium*, y, por tanto, tras haber constituido antes fenotipos con apariencia *parvulum*, pero no representantes genotípicos de esta variedad.

Por lo tanto nos parece que es lícito concluir que, como en el caso de los *Sedum album* de pequeño tamaño en altitud, pero en calidad de fenotipos muy extendidos por oposición al *micranthum* genotípico y más raro que él, el *S. sediforme-parvulum* constituye un genotipo local, que ha sucedido a fenotipos con los mismos caracteres aparentes, y se plantea entonces el problema, como a propósito de las limneas, de comprender el mecanismo de esta sucesión o de este reemplazo. Ahora bien, el carácter común de estos dos ejemplos tan diferentes es que se trata de adaptaciones a situaciones poco normales, para las limneas a causa de un entorno agitado y peligroso, y en el caso de los *Sedum* a causa de condiciones climáticas inusitadas para la especie. En los dos casos la variación fenotípica indica, pues, el resultado, no de una agresión propiamente dicha de un entorno que se ha hecho amenazador, sino de un organismo que tiende a ampliar su entorno y a aumentar sus poderes; y en los dos casos el genotipo final alcanza un equilibrio que el fenotipo solamente buscaba.

II B

Si nos hemos extendido sobre estos ejemplos, que el lector encontrará a la vez demasiado detallados y muy limitados, es porque una amplia familiaridad con uno o dos casos nos parece útil para no ceder a las especulaciones demasiado fáciles cuando se trata de hechos conocidos solamente de segunda mano. Pero a la luz de estos hechos, a la vez tan elementales y tan complejos, quizás nos sea perdonado que cedamós a la tentación de hacer algunas extrapolaciones.

Por ejemplo, todo el mundo conoce los hechos clásicos y muy espectaculares de las callosidades hereditarias de los facoceros, del avestruz, etc., que corresponden a una utilización precisa que evita heridas en el contacto de la epidermis con el suelo y que desemboca no obstante en estructuras hereditarias (y programadas en un momento muy temprano de la ontogénesis). Ahora bien, los callos de la mano de los trabajadores manuales o los endurecimienots de la planta de los pies de los humanos que andan descalzos, etc., desempeñan las mismas funciones, pero siguen siendo en buena parte fenotípicos. El problema que se plantea entonces al observador que trabaja en la naturaleza es imaginar lo que habría podido recoger en materia de documentos complejos en el momento del período de formación de estas modificaciones de tejidos si hubiera podido asistir a ellos. Afirmar que una feliz casualidad, consistente en mutaciones aleatorias, ha resuelto todo de un golpe, es hacer caso omiso, de la manera más desenvuelta, de los cálculos de pro-

babilidad que harían aceptables o, más precisamente, resueltamente inaceptables, tales soluciones verbales, de igual modo que la invocación de la selección sin la precisión de los controles necesarios sigue estando en el plano de los factores suprahistóricos, es decir, en el de las abstracciones demasiado fáciles. Hasta que se pruebe lo contrario, nos inclinaremos por lo tanto a ver en estos hechos el resultado de una fenocopia, pero de la cual hemos perdido fatalmente todos los documentos, ya que las cosas sucedieron hace demasiado tiempo.

Igualmente, ¿se puede explicar que los mosquitos se pusieran a picar a animales grandes, que los parásitos se instalaran en organismos muy superiores y cuya formación evolutiva fue posterior a la suya, etc., sin períodos de ensayos fenotípicos que hayan precedido a la constitución de los genotipos?

Un fenómeno particularmente instructivo en cuanto a las relaciones entre la fenocopia y la evolución es el de la pedogénesis (o paidogénesis), según la cual una línea evolutiva puede proceder del estado larvario de organismos de niveles anteriores, mientras que el adulto correspondiente se encuentra en regresión en comparación con las capacidades de la larva (ejemplo de los equinodermos fijos, cuya larva pelágica es más rica en posibilidades). Este hecho nos muestra, ante todo, que las iniciativas de la infancia pueden ser más ricas que los estados estáticos o de regresión posteriores (y en efecto siempre hemos encontrado que el niño es mucho más creador e «inteligente» que el adulto medio, apareciendo la regresión ya en ocasiones

en la etapa de estudiante). La pedogénesis nos muestra además que, en el nivel de los ensayos juveniles, que aún no son reacciones fenotípicas duraderas, sino solamente momentáneas, y testimonian capacidades que luego se sacrifican, las virtualidades pueden dar lugar a la formación de genotipos de niveles superiores, estando caracterizados los anteriores por la pérdida de las ambiciones que mostraba la larva: nada hay tan elocuente por lo que respecta a la dualidad de tendencias a la conservación reaccionaria y a la plasticidad activa, es decir, a un dualismo cuya existencia hemos creído discernir en varios de los hechos precedentes. La tercera enseñanza de la pedogénesis, que es la esencial, consiste en efecto en mostrarnos que el principio de las variaciones adaptativas nuevas se debe investigar, ante todo, no en las modificaciones mutantes del genoma, sino en primer lugar en las respuestas de la construcción epigenética a las incitaciones del entorno. Ese es el origen de la idea directriz de este ensayo: que las innovaciones evolutivas se deben no a influencias directas del entorno, sino a variaciones activas del organismo con relación a éste, y por lo tanto más numerosas y eficaces cuanto más se asciende en la jerarquía de las síntesis que constituyen la epigénesis.

En resumen, nuestros ejemplos de la *Limnaea lacustris* y del *Sedum parvulum*, por más que sean de una modestia y de una simplicidad totales, muestran al menos que, incluso en pequeños fenómenos fácilmente observables, se pone en escena a pequeña escala todo el drama de la creación y de la conquista vital, y enton-

ces es cuando, a simple vista y sin ceder demasiado ante las teorías, se puede comprobar cuántos problemas suscita. En este sentido, la cuestión de la fenocopia nos parece que es la del aprendizaje vital en general: se comienza con pequeños intentos sin estabilidad hereditaria, y por lo tanto sin ninguna seguridad de éxito, pero se termina con la creación de formas estables y trasmisibles, por muy limitado que sea ese progreso. En efecto, en la medida en que pasa a suponer que las variaciones evolutivas están vinculadas a comportamientos innovadores (y volveremos sobre la cuestión en las conclusiones de este ensayo), el problema de la fenocopia adquiere entonces una importancia difícil de cuestionar, porque parece bastante evidente que en el nivel de las exploraciones fenotípicas más variables y más libres es donde hacen su iniciación esos comportamientos que no están previstos en los programas hereditarios. Y, en el animal, si bien las conductas instintivas, que por el contrario están programadas, no pueden explicarse de una manera tan simple (pero también volveremos sobre ello en las conclusiones), toda la historia de los instintos, a partir de los tropismos o de los reflejos más elementales, muestra por lo menos la existencia de una modificación de los órganos que es constantemente relativa a la de las conductas. Nuestras limneas que transforman su concha al pegarse a las piedras nos proporcionan un pequeño y ocasional ejemplo (que constituye una muestra de lo que Cope denominaba una cinetogénesis). En cuanto al caso de los vegetales, la ausencia de sistema nervioso no excluye en

absoluto la presencia de procesos reactivos, y cuando un *Sedum* pierde sus ramas secundarias con vistas a la reproducción vegetativa (lo cual hace al final de una larga preparación morfogenética, como hemos demostrado en otro lugar[4]), cuando ajusta su tamaño a las circunstancias (por una especie de cálculo orgánico de las relaciones entre superficies y volúmenes) o cuando aumenta su capacidad fotosintética, etcétera, se encuentran de nuevo ahí procesos reactivos, que comienzan bajo formas fenotípicas, y que por lo tanto son análogos a conductas, para dejar paso luego a reemplazos genotípicos. En todos estos casos, hay que buscar la fuente de las innovaciones evolutivas, como ya se ha dicho hace un momento a propósito de la pedogénesis, no en las influencias directas del entorno sobre el organismo, sino sobre todo en las acciones de éste «sobre» aquél. Ahora bien, cómo no sentirse impresionado por la convergencia entre esta ley biológica que parece general y el trabajo de las formas de inteligencia, incluso superiores, cuyas construcciones innovadoras se basan en informaciones extraídas no de los objetos como tales, sino de las acciones o incluso de la coordinación de las acciones que el sujeto ejerce sobre los objetos, lo cual en absoluto es lo mismo, como trataremos de insistir una vez más en la segunda parte de este ensayo. Ahora bien, en este mismo terreno cognoscitivo, la elaboración de tales estructuras

[4] PIAGET, «Observations sur le mode d'insertion et la chute des rameaux secondaires chez les *Sedum*», *Candollea,* 21-22, 1966, pp. 137-239.

operatorias (es decir, con fundamento en las acciones interiorizadas que son las operaciones) está precedida de tanteos de naturaleza empírica, como si éstos correspondieran a las reacciones fenotípicas iniciales y aquéllas a las estructuras genotípicas. Igualmente, en este caso volvemos a encontrar, pues, el equivalente de una especie de fenocopia, reemplazando las estructuras finales —al tiempo que las imitan parcialmente— a las conductas inicialmente dominadas por la presión de los hechos. Si, tal como proponemos, se concibe la fenocopia como una imitación del fenotipo por el genotipo, y no a la inversa, se agudiza el problema de comprender por medio de qué mecanismo se hace posible este reemplazo.

4. EXAMEN DE LAS HIPOTESIS CONOCIDAS

La fenocopia puede dar lugar a tres clases de interpretaciones. La primera es que no existe ninguna relación, a no ser fortuita, entre el fenotipo y el genotipo correspondiente; dicho de otro modo, que la noción de fenocopia es ilusoria y está basada en simples coincidencias. La segunda es que el fenotipo imita o copia al genotipo, pero en este caso hay que distinguir además dos posibilidades, dependiendo de que la formación del fenotipo preceda a la del genotipo o al revés. La tercera es que el genotipo imita un fenotipo previo, sin significar los términos de «imitación» o de «copia» por otra parte necesariamente una filiación directa. Por lo cual hay de nuevo dos posibilidades: una interpretación consistiría en considerar al genotipo como una simple fijación hereditaria del fenotipo, lo que equivaldría más o menos explícitamente a la trasmisión lamarckiana de los caracteres adquiridos; otra solución, que será la nuestra, consiste por el contrario en admitir que la supuesta copia es en realidad una reconstrucción fundada en la selección, pero orgánica, puesto que la retroacción que va desde el fenotipo a los genes reguladores de las síntesis no

les informa de lo que hay que hacer, sino solamente de la presencia de desequilibrios que desencadenan entonces variaciones génicas en *scanning*, escogidas y orientadas por la selección orgánica (cap. 5).

I

La hipótesis de una ausencia de cualquier relación entré el fenotipo y el genotipo no ha sido sostenida por escrito, que nosotros sepamos, por nadie, pero es la que nos sugería E. Guyénot a propósito de las limneas lacustres, y la justificaba diciendo que la convergencia aparente propia de la presunta fenocopia se debía simplemente a la escasez de variaciones posibles de la especie, y por lo tanto a una gama excesivamente limitada de los tipos de variaciones aceptables. Pero, por una parte, hay en ello una exageración, porque se podrían concebir mutaciones de carenado o por espesamiento del caparazón (como en muchas especies marinas que, aunque alargadas, no se encuentran amenazadas en entornos agitados), etc. Por otra parte y sobre todo, si toda convergencia entre un fenotipo y el genotipo correspondiente se debe a una limitación de las variaciones posibles, esto conduce a cuestionar el carácter puramente aleatorio de las mutaciones, y a admitir, con L. L. Whyte, que se encuentran sometidas a regulaciones debidas a esas limitaciones, por ejemplo, a la fuerte integración del entorno interior de las células germinales. Dicho de otro modo, esto constituiría una orientación en la

dirección de una selección orgánica. Además, nada se opone a que el entorno interno se encuentre indirectamente influido por el entorno externo, no porque constituya su réplica interiorizada, sino de acuerdo con el juego de los desequilibrios posibles de origen exógeno, ya que el entorno exterior, en la situación en que el fenotipo es obligado a producirse, impone un marco de condiciones desviantes que no podrían menospreciarse.

En una palabra, la negativa a admitir una unión directa entre el fenotipo y el genotipo, en caso de fenocopia, implica la necesidad de hacer intervenir implícitamente la existencia de conexiones indirectas, y esto es justamente lo que nosotros trataremos de hacer explícitamente.

II A

En lo que se refiere a la interpretación ordinaria consistente en suponer que el fenotipo copia primero un genotipo que aún no se ha manifestado, Hovasse obvia la dificultad imaginando que el fenotipo en cuestión conllevaría un «mecanismo realizador, desviación de un mecanismo génico o quizás plasmogénico», lo que por otra parte sería, según él, lo propio de cualquier adaptación: «El hecho de que un organismo pueda reaccionar a una acción del entorno implica, en su citoplasma, independientemente de sus genes, la posibilidad de un 'mecanismo realizador' de esta clase.» Naturalmente, conviene examinar de cerca estas primeras hipótesis, pero recordemos antes su complemento

en cuanto a la formación posterior del genotipo que anteriormente se ha copiado: «¿No puede este mecanismo, una vez realizado, ser desencadenado luego de nuevo más fácilmente por un fenómeno génico? La integración somática iniciaría de alguna manera la mutación.» De ahí la frecuencia de esas situaciones en que un fenotipo es «reemplazado» por un genotipo y «que imitan en cierto modo la herencia de lo adquirido» [1]: por ejemplo, la *Solana dulcamera* var. *marina*, de hojas espesas y velludas, y en la que Hovasse señala tres fases, una por adaptación no hereditaria, una mezcla de integraciones somáticas y de mutaciones paralelas a la adaptación por ser seleccionadas en el mismo sentido, y finalmente «el reemplazo total de la adaptación» por la var. *marina* que se ha convertido en genotipo. Es evidente hasta qué punto estas fases son paralelas a las que acabamos de admitir en el *Sedum sediforme* var. *parvulum*. Volvamos ahora a la primera parte de esta interpretación, cuya complejidad muestra de modo suficiente la dificultad que hay en admitir que en una fenocopia existe convergencia entre la adaptación inicial y el genotipo final, sin que éste derive de aquélla y sin que la integración somática se encuentre ya determinada por la variación hereditaria. De ahí el ingenioso compromiso de un «mecanismo realizador» ya endógeno, pero aún capaz de «reaccionar a una acción del entorno», permaneciendo no obstante lo bastante cercano al genoma (en la medida en

[1] Volumen *Biologie* de la Encyclopédie de la Pléiade, página 1679.

que se trata de una «desviación» de un mecanismo génico o plasmogénico) para poder luego «desencadenar» o «iniciar» esta mutación semejante a la integración somática.

Pero ¿qué es un «mecanismo realizador» y por qué hacer de él una «desviación» de un mecanismo génico? Si se admite, como se ha recordado en el capítulo 1, la sucesión por niveles jerárquicos de las síntesis regidas por el genoma y que dirigen la epigénesis, la producción de una nueva adaptación conlleva ciertamente la intervención de mecanismos génicos, solamente en la medida en que tratan, no de buscar modificaciones, sino más bien de respetar en la medida de lo posible la programación hereditaria, soportando a su pesar variaciones impuestas por el entorno. La adaptación es por lo tanto el producto del equilibrio entre estas dos acciones antagónicas, y, olvidando este antagonismo, se podría considerar el «mecanismo realizador» de Hovasse como uno de los estadios de las síntesis epigenéticas: su carácter «realizador» estaría basado entonces en su relativa plasticidad, tanto más concebible cuanto que su nivel jerárquico es más elevado. Pero lo que no comprendemos es la necesidad de un mecanismo particular y suplementario, concebido como una «desviación» de estos mecanismos generales, cuando todo genotipo se encuentra siempre encarnado en fenotipos, y cuando toda epigénesis implica siempre interacciones entre el entorno y estos procesos sintéticos. Ciertamente se producen nuevas variaciones fenotípicas cuando cambia el entorno, pero, incluso en este caso, la modificación se debe al entorno, mientras

que las síntesis endógenas tienen la función de conservar en la medida de lo posible el programa hereditario, constituyendo al tiempo un testimonio de la plasticidad compatible con las normas de las reacciones. Por ejemplo, en el caso de la limnea representada en nuestra figura 3, se ve de modo suficientemente claro cómo funciona la síntesis morfogenética, ya sea de acuerdo con su programa integral (mitad inferior de la concha), ya sea en compromiso con la acción desviadora que se debe a la agitación del agua (mitad superior): si un «mecanismo realizador» especial hubiera estado encargado de la construcción de este primer sector, no se comprende qué habría pasado con él durante la del segundo sector (inferior). Y, ya que esta mitad inferior se ha construido a su vez en interacción con el entorno (porque el «tipo» de la especie o genotipo de raza II está también encarnado en fenotipos ampliamente dominantes en el sentido estadístico del término), supondría entonces otro «mecanismo realizador», lo que equivaldría a sostener que existe un número tan grande como formas diversas: lo cual es lo mismo que decir que se confunden con los procesos sintéticos generales de la epigénesis, en interacción constante con el entorno.

Dicho esto, en el curso de la segunda parte de la explicación de Hovasse sigue siendo un misterio comprender cómo la producción de la nueva integración somática (incluso atribuida a un nuevo «mecanismo realizador», cuando se trata de una diferenciación de procesos sintéticos muy generales) puede luego «desencadenar» o simplemente «iniciar» una mutación que se pa-

rece a esa adaptación. En efecto, en este punto, que se encuentra en el centro del problema, se plantea la siguiente alternativa. O bien el «mecanismo realizador» de la integración somática contiene ya de un modo virtual la nueva mutación, lo que está cargado de implicaciones, ya que este mecanismo acepta las influencias del entorno: en este caso tanto da afirmar desde un principio que hay una acción del entorno sobre el genoma, lo que equivale a una interpretación lamarckiana que evidentemente Hovasse rechaza. O bien no sucede de este modo y queda por explicar cómo un mecanismo realizador de integración somática se convertirá luego en el origen de una mutación y de una mutación que conduce al mismo resultado morfológico. En una palabra, subsiste todo el problema de comprender cómo una variación que se produce en los niveles superiores de las síntesis epigenéticas, y bajo la acción necesaria del entorno, puede llegar a los niveles inferiores y finalmente alcanzar al mismo genoma. Por esta razón Mayr, al igual que muchos otros, considera la fenocopia como un proceso que sigue siendo «genéticamente oscuro» [2].

Pero la idea implícita en juego es quizás que la integración somática, una vez construida, constituye una especie de marco [3] con su en-

[2] E. Mayr, en Anne Roe y G. G. Simpson, *Behavior and evolution*, New Haven, Yale University Press, 1958, páginas 354-5.

[3] J. P. Faure *(Bull. Biol.*, 1973, p. 24) habla a este propósito de una «valvoadaptación» para lo que nosotros llamamos «marco» o «matriz» *(Biología y conocimiento*, Madrid, Siglo XXI, 1973, p. 267).

torno interior, y que, pudiéndose producir luego las mutaciones de acuerdo con su modo habitual, se encontrarán sometidas a una selección en función del mismo entorno exterior pero, además, en función del entorno interior (explicando este último la «iniciación»). Así pues, esto implicará la intervención de una «selección orgánica» según el «efecto Baldwin» [4], que Hovasse define simplemente como «la posibilidad de reemplazo de una adaptación por una mutación» (p. 1656), pero que entraña además este principio de selección interna, al cual se añade incluso una función atribuida a las actividades de exploración. Observemos que los diferentes caracteres se vuelven a encontrar en el proceso de la «asimilación o genética» descrito por Waddington y que él mismo, por otra parte, pone en relación con el «efecto Baldwin» [5].

II B

Por lo que respecta a la selección orgánica, es natural y comprensible que, si existen niveles jerárquicos en las sucesivas síntesis que garantizan la realización epigenética del programa hereditario, cada nivel puede someter las producciones del nivel anterior (y por lo tanto inferior) a selecciones en función de las modificaciones eventuales que se hayan producido en ese nivel posterior (y por lo tanto superior). Por

[4] Véase J. M. Baldwin, «A new factor in evolution», *American naturalist*, 30 (1896), pp. 441-451 y 536-553.
[5] *The strategy of the genes*, p. 164.

ejemplo se ha mostrado, y este primer hecho es fundamental por sí solo, que todo el mensaje que emana del ADN no se transmite necesariamente de forma íntegra al ARN inicial, sino que puede haber ya allí un comienzo de selección en ese nivel[6]. Si el hecho es general, lo será *a fortiori* igualmente en lo que respecta a los pasos de este ARN al ribosoma y de ahí a los otros ARN: los diferentes procesos intracelulares, tan complejos (e integrados en diferentes grados), de la célula germinal, son de este modo capaces de aceptar, de rechazar o de modificar la transmisión de las mutaciones que pueden producirse en el seno del ADN. El paso de los mecanismos intracelulares a las conexiones intercelulares puede ser de nuevo una ocasión para selecciones impuestas por estas últimas, y con mayor razón sucederá lo mismo en el nivel de los tejidos y de los órganos.

A partir de este momento, si el entorno exterior impone a menudo a los niveles superiores alguna modificación, puede que, como nos ha hecho observar F. Chodat, el entorno interior varíe más aún en el curso del desarrollo: «Las limitaciones internas y recíprocas —que van desde las interferencias de información génica en el seno del citoplasma a las correlaciones de órganos en el seno del individuo total— por su variedad y la amplitud de sus desviaciones, ejercen una influencia morfógena que supera con mucho la del mundo que lo rodea, que es rela-

[6] BRITTEN y DAVIDSON incluso ven en la selección de los mensajes de ADN redundantes la posible fuente de nuevas mutaciones.

tivamente más constante. El resultado al que llevan las diferentes operaciones de la epigénesis merecería ser considerado como una 'endoadaptación'»[7]. Ahora bien, si el entorno interior varía de este modo ya por sí mismo, se sigue la posibilidad de múltiples selecciones orgánicas, que estarán orientadas de arriba abajo, cuando el entorno exterior haya modificado lo que sea en el nivel de las síntesis superiores. Pero en este caso es evidente que la acción y el efecto de tales selecciones se pueden estabilizar en cualquier nivel, sin descender más. Por otra parte, incluso si el ARN inicial es susceptible de oponer obstáculos a las instrucciones del ADN, esto no significa aún en absoluto que modifique este ADN: aquí hay otro problema, ya que en principio un proceso selectivo no constituye una producción de variaciones, sino antes bien un freno a esas variaciones.

II C

Por el contrario, a veces se interpreta el efecto Baldwin, no ya como una simple selección orgánica, sino como si conllevara mecanismos de exploración[8]. A primera vista parece que esta versión es contradictoria con el hecho, que hace un instante hemos recordado, de que un obstáculo selectivo sólo es por sí mismo una fuente de elecciones, pero no de transformaciones. Lo

[7] F. CHODAT *in litt.*, reproducido en nuestro artículo citado sobre los *Sedum*, pp. 221-222, n.
[8] El propio BALDWIN los introduce.

cual sigue siendo cierto, aunque existen diferentes maneras de concebir una selección y no menos posibilidades de interpretar las variaciones, de tal manera que hay, a pesar de las apariencias, una cierta lógica en unir la idea de selección orgánica con la de exploración.

En efecto, la biología contemporánea se ha distanciado de las ideas simplistas del neo-darwinismo ortodoxo, de acuerdo con las cuales le selección había de concebirse según el modelo de una especie de tamizado que retenía a los individuos capaces de sobrevivir y eliminaba a los demás. Por una parte, ha parecido cada vez más que conllevaba múltiples grados relativos a variables que ya no se miden en términos de todo o nada, sino de coeficientes de múltiples valores: coeficientes de supervivencia, pero también de reproducción, de recombinaciones, etc. Pero por otra parte, sobre todo, ha dejado de considerarse como una clasificación automática, y se concibe cada vez más como ligada a regulaciones e incluso elecciones, ya que el organismo puede escoger su entorno en vez de sufrir sus imposiciones o incluso afrontándolas. Ahora bien, la selección orgánica, asociada a aparatos o reguladores que presentan cada uno una cierta plasticidad y sobre todo una teleonomía cibernética, está seguramente mucho más cerca todavía de un sistema de elección que la selección impuesta por el entorno exterior.

Siendo así, razones de simetría lógica conducen entonces a retocar la noción de variaciones. A la selección concebida como tamizado o filtrado automático centrado sólo en sus resulta-

dos en términos de éxitos o fracasos correspondía naturalmente el concepto de variaciones fortuitas y en particular de mutaciones completamente aleatorias. Con la revolución cibernética de la biología que tiene, entre otras consecuencias, la de conciliar la selección de las elecciones o incluso de las correcciones de errores mediante retroacciones teleonómicas, las variaciones tienden a ser recíproca o simétricamente consideradas como exploraciones o «ensayos», de acuerdo con el modelo de los tanteos por «ensayo y error». Ya hemos tocado este problema a propósito de la producción de las adaptaciones fenotípicas (cap. 2), puesto que en muchos casos aparecen menos como el resultado de un determinismo de dirección única que como la manifestación de una tendencia a explotar todas las posibilidades de un entorno más o menos variable o de una norma de reacciones más o menos flexible. Ahora, es igualmente probable que en los diferentes niveles de la epigénesis y de la selección orgánica, ésta lleve a variaciones que no son simplemente sufridas, sino que engloban un cierto margen de exploraciones.

Pero, si existen «exploraciones» en todos los niveles, una parte de las cuales es legítimo adjudicar a las interacciones con el entorno, ¿qué sucede con la producción puramente endógena de las mutaciones? Tras consideraciones matemáticas y reflexiones sobre la integración de la célula germinal, Lancelot L. Whyte, y luego Britten y Davidson, han llegado a proponer la hipótesis de una regulación de las mutaciones, lo cual conduce ya a concebir que se despliegan

en un campo limitado, reduciendo por lo tanto el papel de lo aleatorio. Recíprocamente, hay que preguntarse entonces si, en los límites asignados de este modo a un campo de mutaciones, éstas no describen una especie de *scanning*, que equivale a explorar todas sus posibilidades.

Como conclusión de esta sección parece, pues, que si se admite una relación entre el fenotipo y el genotipo correspondiente en el seno de una fenocopia, y si se reconoce que el primero es anterior al segundo, no podría afirmarse que el fenotipo «copia» un genotipo que aún no se ha constituido. Subsiste el problema de reemplazo de la integración somática por una mutación, pero en la medida en que se acepta la idea de que la adaptación es el resultado de un marco impuesto por el entorno e implica modificaciones en el entorno interno, se puede esperar, gracias a las nociones de selección orgánica y de exploraciones seleccionadas de este modo, explicar la manera en que la variación puramente endógena que suponemos que es la del genoma vendrá a insertarse en el marco impuesto previamente. Ahora bien, por muy exploratorias, si no aleatorias, que se conciban estas mutaciones en un marco preestablecido con selecciones impuestas por éste hasta la adecuación, será importante comprender por qué se han producido mutaciones, en vez de dejar al organismo en el estado aparentemente estable de la adaptación fenotípica (o acomodación).

Quedaría por discutir una segunda posibilidad: la que consistiría en considerar al fenotipo como copia de un genotipo ya formado antes de cualquier integración somática análoga (y en

la cual el término de «copia» conservaría por lo tanto su sentido lógico habitual). Pero en la naturaleza no se puede estar nunca seguro de que un genotipo no haya sido precedido en alguna parte por un fenotipo correspondiente, por lo menos en los casos de adaptación propiamente dicha al entorno (por oposición a cualesquiera caracteres como las bandas o colores de la *Cepea nemoralis*). Por otra parte, si no fuera ése el caso, es decir, en la hipótesis de mutaciones adaptadas sin más a un carácter bien observable del entorno (agitación del agua, etc.), se plantearían los mismos problemas que anteriormente, pero de un modo más agudo.

III A

Finalmente examinemos la tercera interpretación posible: hay relaciones entre el fenotipo y el genotipo, pero éste «copia» a aquél y no al revés, como se dice habitualmente. Esta será la interpretación que adoptaremos, pero en una forma particular que desarrollaremos en el capítulo 5. Por el momento, lo que conviene es examinar las versiones que conocemos hasta el momento, o las que se podrían concebir.

La más simple sería naturalmente la interpretación lamarckiana: la integración somática constituiría un carácter adquirido y tras un tiempo más o menos largo adquiriría la capacidad de transmitirse hereditariamente. Aún hace dos años, muy pocos autores habrían sostenido tal punto de vista, pero desde entonces se han producido acontecimientos imprevistos

y espectaculares, hasta tal punto que Pierre-Paul Grassé, en quien la ingenuidad nunca ha sido considerada cualidad dominante, pudo escribir en noviembre de 1972 un artículo titulado: «Una cuestión que sigue abierta: el carácter hereditario de los caracteres adquiridos» [9]. Grassé lo vuelve a creer posible, después de que H. W. Temin y Saloshi-Mizudani descubrieran en el ARN del virus del sarcoma de las gallinas una variedad de enzima, la «transcriptasa inversa», que inscribe su información en el seno del ADN de la célula parasitada. D. Baltimore, Spiegelman y otros han vuelto a encontrar el mismo proceso en el seno de diferentes virus cancerígenos conocidos, y G. Chedd, resumiendo estos trabajos en una revista científica, pudo titular su artículo: «Del ARN al ADN: una revolución a la inversa».

Es cierto que en tales casos, en que la acción del ARN del virus sobre el ADN de la célula huésped consiste en introducir en ella la propiedad cancerígena del primero, es posible preguntarse si no hay una especie de parasitismo y si el carácter hereditario que resulta del traslado de la «transcriptasa inversa» no sería comparable a una especie de intoxicación del germen. Pero Beljansky y sus colaboradores, al cultivar colibacilos tratados con un antibiótico, han descubierto individuos resistentes, que contienen un ARN, una fracción del cual, introducida en un cultivo de bacilos cancerígenos, les hace perder ese poder, con transmisión hereditaria de esa modificación. En este caso, ya no se trataría de parasitismo, pero el carácter adquirido sigue

[9] *Savoir et action*, noviembre de 1972, pp. 13-24.

siendo negativo, y por lo tanto uno podría preguntarse qué pasaría con una transformación positiva y no con una supresión en el seno del ADN.

Volviendo a la fenocopia, ya no se excluye completamente, como hace poco se podía pensar todavía, el admitir una transmisión directa, de tipo lamarckiano, que llevara desde los caracteres adquiridos por la adaptación fenotípica hasta la producción de un genotipo que los heredara. Pero no mantendremos por nuestro lado una interpretación de esta clase, y ello por dos razones. La primera es que, entre el esquema lamarckiano de una acción casi directa del entorno sobre la formación de una mutación que estuviera adaptada a aquél, y el modelo de una producción endógena de las mutaciones, pero con selección por los entornos exterior e interior, la diferencia, en lo que respecta a la función del entorno, no es más que la que hay entre una causalidad simple y una causalidad probabilística, y el efecto final es el mismo. Pero la causalidad probabilística es más satisfactoria si no se reduce la selección a una opción entre todo o nada, en términos de simple supervivencia o muerte. En cuanto a la función del organismo, sigue siendo en el modelo lamarckiano pasiva y subordinada a todas las presiones exteriores, mientras que en la hipótesis de las formaciones endógenas y de las selecciones concebidas como elecciones, en particular en el caso de la selección orgánica regida por el sistema complejo de las regulaciones de todos los estadios, nos vemos conducidos a reconocer en cualquier ser viviente un conjunto de actividades

fundamentales cuya combinación con todo el comportamiento y finalmente con la inteligencia, está mucho mejor garantizada.

III B

El excelente botánico Robert Chodat acostumbraba repetir que el gran misterio de la variedad evolutiva estaba unido a esta observación corriente de las adaptaciones fenotípicas que en un momento determinado «se fijan» bajo la forma de genotipos estables, pero sin que todavía se comprenda nada del mecanismo de esta «fijación». Chodat no era lamarckiano, y su posición no equivalía por lo tanto a considerar el problema resuelto o casi resuelto: se limitaba a constatar lo que él creía que constituía una «fijación», y a insistir en el hecho de que aún no se posee ninguna información sobre su mecanismo. Después, su hijo Fernand Chodat ha emitido la hipótesis de una intervención de «genes fijadores», que consolidarían hereditariamente las adquisiciones debidas al fenotipo, pero es evidente que aún quedaría por precisar cómo se forma y de qué manera actúan.

Por nuestra parte, dudamos en aceptar esta noción de una «fijación» de la adaptación fenotípica. Lo que los hechos nos permiten comprobar es el parecido, e incluso a menudo el completo isomorfismo morfológico, entre la adaptación y el genotipo que viene luego a reemplazarlo. Pero tal reemplazo puede llevar consigo dos significados muy distintos: o el de una fijación, y es evidente que esto es concecible, o el

de una reconstrucción o reconstitución endógena de una variación que, por el contrario, es impuesta, en su forma fenotípica, por el entorno. Ahora bien, lo impresionante es que todo fenotipo estable, es decir, que se forma de nuevo en cada generación en el mismo entorno pero sin una transmisión hereditaria (por ejemplo, un tamaño pequeño, etc., o la adquisición de numerosas costumbres, sin volver a los lenguajes humanos), no da lugar necesariamente a una fijación genotípica, e incluso se encuentra muy lejos de ella. Lo que se trata de explicar no es por lo tanto sólo por qué y cómo en ciertos casos la integración somática parece desencadenar la producción de mutaciones correspondientes, sino también por qué esto no es general y no tiene lugar más que en determinadas condiciones.

IV

Llegamos, pues, a la explicación que parece imponerse, y efectivamente se admite generalmente en el caso en que el genotipo «copia» un fenotipo anterior. Es la sugerida por los dos modelos de homeostasis genética y epigenética de Lerner (1956) y que Ehrlich y Holm han recogido en su famosa obra *The process of evolution* (Mc Graw, 1963). Al estar basado todo fenotipo en una base genética previa, la selección puede favorecer la plasticidad de estos fenotipos si los entornos de las sucesivas generaciones son variables, mientras que en el caso de un entorno constante y bien diferenciado hay

producción de un fenotipo tipificado por canalización de las epigénesis. Pero, entonces, los mismos factores selectivos van a actuar sobre la canalización de las mutaciones mismas, y un nuevo genotipo, que imita por lo tanto el fenotipo precedente, se fijará genéticamente una vez que se alcance un determinado umbral, o estadio selectivo. En cuanto a este último, se formará por la siguiente razón: porque los genes están «coadaptados» con modificaciones correlativas de varios factores diferentes; en este caso la disminución de la presión selectiva (una vez que se haya alcanzado el estadio) no produce efecto de vuelta, mientras que por debajo del estadio no hay fijación.

Pero si bien se comprende entonces la no universalidad de la fenocopia, lo que nos falta en un modelo de esta clase es el recurso a una heurística cuya necesidad debería imponerse por el hecho mismo de que se afina la noción de selección así como la de organización interna del genoma. Ciertamente, en la medida en que los factores selectivos siguen siendo exteriores, es posible contentarse con mutaciones puramente aleatorias, ya que más tarde o más temprano serán canalizadas al desembocar en una fijación final.

Pero en la medida en que se restablece la función del entorno interior y de la selección orgánica como mediadores indispensables entre el entorno exterior y el genoma, se multiplican las actividades reguladoras y se hace cada vez menos comprensible que las retroacciones en juego en esta epigénesis no se prolonguen hasta el punto de sensibilizar a los genes reguladores,

señalándoles, ciertamente, no lo que pasa en los niveles superiores, ni *a fortiori* lo que habría que construir o reconstruir, sino simplemente el hecho de que hay fracasos o desequilibrios, cuando se produzcan: efectivamente, éstos, si son suficientemente constantes y profundos, no pueden evitar propagarse cada vez más en dirección al genoma, y las nuevas variaciones provocadas como respuesta a estos mensajes puramente negativos adquirirán por ello mismo un carácter de exploración hasta el momento de su reequilibración. Esta dimensión heurística completa de este modo, de la manera que parece más natural, las consideraciones anteriores en cuanto a la coadaptación de los genes y al estadio selectivo que sugiere su interdependencia. Es lo que ahora vamos a tratar de mostrar.

5. EL MODELO PROPUESTO

La solución a la que hemos llegado es muy simple, ya que consiste en invocar como factores de canalización de las mutaciones sólo las selecciones, bien exteriores o bien sobre todo orgánicas, en el marco y el entorno interno heredados de la adaptación, y como causa de estas mutaciones sólo los desequilibrios de este entorno interno y los ensayos de reequilibración que resultan de aquél. Pero conviene explicar todos estos puntos apoyándose en los capítulos 1-3.

I

(1) En primer lugar es evidente que, si el entorno impone nuevas condiciones a las que la especie no está preadaptada, o si poblaciones que pertenecen a esa especie escogen ese entorno a pesar de sus inhabituales condiciones, se constituye un nuevo marco exterior de caracteres *x*, *y*, *z*, en el cual se ven obligados a moldearse los procesos sintéticos de la epigénesis; lo cual es el origen de la producción de un nuevo fenotipo por interacción o com-

promiso entre estos procesos internos, que surgen de la programación hereditaria o genotípica, y los efectos de estos caracteres exteriores *x*, *y* ó *z*.

(2) Este fenotipo presenta entonces los caracteres *x'*, *y'* ó *z'*, que corresponden a los factores exógenos *x*, *y* ó *z*, pudiendo adquirir esta correspondencia cualquier forma y de igual modo cualquier modalidad de acción de *x*, *y* ó *z* sobre *x'*, *y'* ó *z'*: por ejemplo, si *x* son las olas en el caso de las limneas, y *x'* la contracción de la concha, el efecto de *x* sobre *x'* se produce pasando por varios intermediarios como los movimientos del animal y sus reacciones musculares.

(3) Entonces es preciso recordar (véase el capítulo 2) que las acciones de *x*, *y* y *z* sobre *x'*, *y'* ó *z'* pueden alcanzar diferentes estadios en los niveles jerárquicos característicos de la epigénesis, lo cual origina formas distintas de fenotipos. En el caso de las limneas, el factor exterior *x* (la agitación del agua) modifica el nivel del comportamiento, el del órgano constituido por la concha y el de los tejidos, en la medida en que la concha es segregada por la epidermis, pero es dudoso que la modificación fenotípica (la adaptación) repercuta morfológicamente en niveles inferiores. En el caso de los múltiples factores *x*, *y* ó *z*, entornos que producen pequeños fenotipos de los *Sedum* análogos a la var. *parvulum*, el tamaño pequeño, el color verde, etc. (*x'*, *y'*, *z'*), interesan a los órganos y a los tejidos y sin lugar a dudas también a las conexiones intercelulares, y las repercusiones morfológicas de estas condiciones difíciles *x*, *y* y *z* son

sin duda más profundas que en el caso de un simple efecto mecánico, como en el caso del cambio de forma de una concha.

(4) Por lo tanto, hay que distinguir en cada caso dos clases de efectos en las acciones de los factores externos *x*, *y* y *z*. En primer lugar están los efectos directos o morfológicos, de los cuales son visibles los principales y los demás podrían ser observables tras exámenes a una escala adecuada. Pero además hay que considerar los posibles efectos indirectos y de naturaleza esencialmente funcional: se trataría entonces de desequilibrios o perturbaciones más o menos sensibles a los niveles de la construcción epigenética inferiores a aquellos en que aún se hacen sentir los efectos indirectos. En particular, esta distinción se impone por el hecho de que el conjunto de las síntesis epigenéticas regidas por la programación génica constituyen un sistema fuertemente integrado, cuya coherencia interna se encuentra asegurada por reguladores en cada uno de los niveles considerados como sistemas totales, y además, lo cual es esencial, por regulaciones en las conexiones jerárquicas que unen un nivel inferior (por lo tanto anterior) a los niveles superiores (por lo tanto posteriores en la construcción). Así pues, es necesario distinguir las dos clases de efectos descritos hace un momento. En primer lugar, los efectos directos o morfológicos, que por lo tanto denominamos efectos *x'*, *y'* y *z'*, son el resultado de la acción de los factores *x*, *y* y *z* en uno o varios niveles determinados, y son los productos de la interacción entre estos factores, *x*, *y* y *z*, y los apara-

tos reguladores característicos de estos niveles. Pero, como existen también conexiones o interrelaciones entre los niveles inferiores y superiores, de acuerdo con la dirección vertical ascendente ↑ de la construcción epigenética, las modificaciones que se producen en los niveles superiores pueden provocar desequilibrios según la dirección vertical descendente ↓, sin que éstos se traduzcan por ello de un modo morfológico, hablaremos entonces de caracteres x'', y'' ó z'', y es indispensable considerarlos si se quiere comprender la situación en la cual se forman los nuevos genotipos propios de la fenocopia.

(5) Por otra parte, hay que añadir que si bien las modificaciones engendradas por la producción del fenotipo pueden conducir de este modo a desequilibrios, naturalmente se producen como respuesta ensayos de reequilibraciones, que son coronados en mayor o menor medida por el éxito según la viabilidad del fenotipo. Y es preciso recordar que estos ensayos se vuelven a encontrar en todos los niveles y se manifiestan en múltiples tanteos, o dicho de otro modo, en actividades exploratorias de diferentes formas.

(6) En total, el nuevo fenotipo aparece, aunque viable, como un sistema complejo cuyo entorno interno resulta modificado bajo formas más o menos estables o inestables, ya que conlleva ciertas conexiones equilibradas pero igualmente fuentes de posibles desequilibrios más o menos extensos y profundos, que son el resultado de la complejidad de las interacciones en-

tre las síntesis propias de la epigénesis y los nuevos caracteres impuestos por el entorno.

II

(7) Para explicar la formación del genotipo que viene en un momento dado a reemplazar a este fenotipo ya viable, bastaría no obstante, en una primera aproximación, con invocar la producción de mutaciones puramente aleatorias, pero seleccionadas por el nuevo entorno interno tanto como por el entorno externo. Este, al continuar constituyendo el mismo marco, con sus mismos caracteres x, y, z, no admitiría entre las mutaciones fortuitas más que aquellas cuyas propiedades x', y', z' son análogas a las de la integración somática precedente. Por otra parte, el entorno interior modificado, como hemos visto en (4) y (5), conllevaría sus propios obstáculos selectivos en todos los niveles, de tal manera que las mutaciones aleatorias quedarían igualmente seleccionadas al atravesar estos obstáculos y, a fin de cuentas, el genotipo que saliera vencedor de estas diversas pruebas constituiría hasta en sus menores detalles una «copia» fiel del fenotipo inicial.

(8) Pero no podríamos quedar satisfechos con esta solución aparentemente suficiente, porque presenta las dos graves lagunas siguientes. En primer lugar, desde el punto de vista de la supervivencia, esta selección de las variedades nuevas y adaptadas, pero convertidas en hereditarias por emanar de mutaciones, no serviría de nada, puesto que el fenotipo ya era antes

viable y se reformaba automáticamente con cada nueva generación. Si cualquier fenotipo estable y que se reconstruyera del mismo modo desembocara en una fenocopia, se podría ciertamente imaginar que existe alguna razón general de economía que impulsa al reemplazo de este fenotipo por un genotipo, pero no es siempre éste el caso, y queda por lo tanto sin explicar por qué este reemplazo tiene lugar frecuentemente, pero no universalmente. En segundo lugar, y quizás sea esto lo mismo, una explicación de esta clase equivaldría simplemente a decir que el genotipo vuelve a encontrar la misma forma de equilibrio que ya conllevaba el fenotipo, o dicho de otro modo, que ha habido una reequilibración simple y no maximizadora en el sentido de una mejora o de un progreso, y por lo tanto de una relativa optimización. Ahora bien, parece ser, y así se ha tratado de justificar anteriormente (capítulos 1 y 2), que toda equilibración vital, ya en el plano orgánico (variaciones más ventajosas), y de forma evidente en los diferentes niveles cognoscitivos (desde los comportamientos más elementales con aprendizajes sencillos hasta las conductas inteligentes), se orienta en una dirección maximizadora, lo que tarde o temprano ha de producirse en la medida en que intervienen regulaciones teleonómicas. Siendo así, conviene, pues, precisar y diferenciar el mecanismo de las selecciones, incluso si, como hemos supuesto hasta (7), las mutaciones en cuestión seguían siendo en su origen puramente aleatorias. Teniendo en cuenta las modificaciones más o menos sensibles del entorno interno correlativo a una nueva integra-

ción somática, las mutaciones serán seleccionadas por lo tanto no solamente en función de la supervivencia (lo que no tiene, pues, casi ningún sentido, puesto que el fenotipo ya es viable), sino igualmente en función de los desequilibrios que refuerzan y complican los obstáculos selectivos: dicho de otro modo, la variación aceptada será la que restablece de la forma más estable y más satisfactoria el equilibrio amenazado.

(9) En efecto, si se admite el carácter fuertemente integrado de las síntesis regulatorias en cadenas o ciclos que caracterizan cada nivel, así como las interconexiones entre niveles superiores e inferiores [1], la variación seleccionada sólo podrá ser la que respete del mejor modo una estructura de esta clase, es decir, la que restablezca la coherencia y la clausura de los sistemas en cadena modificados o amenazados por los cambios introducidos en el momento de la formación del fenotipo. De forma general, toda nueva mutación, en cuanto modificación de los genes, implica *ipso facto* una alteración de grado variable de las síntesis anteriores (y por lo tanto una transformación local del programa hereditario), y el problema es conciliar lo que hay de nuevo en esta síntesis con las propieda-

[1] Si los comprendemos adecuadamente, estos niveles sucesivos de síntesis constituyen cada uno lo que F. Jacob denomina un «integrón», o sistema bien integrado con sus leyes de totalidad propias, y por lo tanto con sus regulaciones particulares; de igual modo que un ensamblaje de integrones, caracterizado por lo que denominamos sus interregulaciones, constituye a su vez un nuevo integrón.

des de las síntesis anteriores, remediando con ello mismo los desequilibrios introducidos por el nuevo fenotipo. En otros términos, en la medida en que las variaciones endógenas o mutaciones que suceden al fenotipo tengan que ajustarse a los caracteres *x*, *y*, *z* del entorno exterior, y a las condiciones, en parte equilibradas pero en parte desequilibradas, del nuevo entorno interior, se producirá, en el caso de una selección con éxito, un restablecimiento del equilibrio en los procesos sintéticos mismos: los caracteres nuevos y anteriores volverán a encontrar entonces un estado de mutua dependencia propia de un ciclo regulador cerrado, en oposición a los estados de simples compromisos propios de las integraciones somáticas fenotípicas, lo cual significa una economía y una mejora en relación con las obligadas acomodaciones y con los diversos ensayos contrarrestados por el entorno.

(10) Un punto de vista de esta clase permite responder en este caso a una de las cuestiones centrales suscitadas por las fenocopias, que se basa en su carácter eventual aunque muy frecuente, pero no general u obligatorio: cuando el fenotipo es suficientemente estable y no provoca desequilibrios amenazadores en el sistema epigenético, no hay ninguna razón para que sea reemplazado por un genotipo de análoga forma, cuyo único progreso consistiría en sustituir la reconstitución continuada en cada generación por el carácter hereditario. Por el contrario, si bien el fenotipo es fuente de desequilibrios de diferentes grados, el genotipo restablece un juego normal de síntesis, con precorrección de los errores, y no correcciones bajo imposición.

III

(11) Si se trata de corregir de este modo el esquema de las mutaciones puramente aleatorias con selección, en particular por el entorno interior, hasta que se pueda explicar el parecido del nuevo genotipo con el fenotipo que lo precede, y si se trata además de comprender cómo la nueva mutación, o dicho de otro modo, la fijación hereditaria de esta modificación de los genes, puede desembocar en un equilibrio mejor que el de la integración somática, hay que resolver entonces dos cuestiones, la del desencadenamiento de la variación genotípica, o, más precisamente, del conjunto de esas variaciones entre las que tendrá que elegir la selección por el entorno interno y el aparato epigenético, y la de la naturaleza de esas variaciones génicas, si ya no son totalmente aleatorias, si sólo lo son parcialmente.

(12) En primer lugar, conviene resumir, precisándolo, lo que hemos admitido hasta este momento de los grandes movimientos que se producen en el organismo en el curso de una epigénesis cuando resulta modificada por la formación de un nuevo fenotipo (lo que se repetirá, pues, en cada generación, en la medida en que éste se mantenga). Un primer movimiento o vector que designaremos con la flecha ↑ *a* es el de la construcción sintética normal, de acuerdo con la programación hereditaria: este movimiento ↑ *a* parte por lo tanto del ADN del genoma, pasa a los ARN, al sistema completo de la célula germinal con sus regulaciones de todas clases (alostéricas o macrocelulares), luego se

transmite a las conexiones intercelulares, a los tejidos, a los órganos y alcanza por último el comportamiento de la sensibilidad reactiva, conllevando cada uno de estos sistemas sus leyes de totalidad o autorregulaciones, además de las regulaciones intersistémicas que son fundamentales. Consideraremos además (de nuevo de un modo un poco global), como un segundo vector ↓ *b* de dirección inversa, el conjunto de las modificaciones exógenas impuestas por el entorno. En primer lugar, se trata de las acciones que intervienen en el seno de las variaciones fenotípicas directas *x*′, *y*′, *z*′ que corresponden a los caracteres *x*, *y*, *z* del entorno (cap. 2); estas acciones constituirán un obstáculo selectivo (no inicial sino final) susceptible de intervenir en la elección definitiva de las variaciones endógenas que pueden ser aceptadas. Pero se trata además de los diversos equilibrios *x*″, *y*″ y *z*″ que se producen a niveles inferiores a los de *x*′, *y*′, *z*′; estos desequilibrios son también, por hipótesis, susceptibles de desempeñar una función en la selección (por el entorno interno) de las variaciones endógenas que se producen en la dirección ↑ *a*. Pero es esencial precisar (y toda nuestra interpretación implica esta limitación fundamental) que si bien los vectores ↑ *a* conllevan el traslado de formas ya construidas, puesto que están inscritas en la información del ADN, los vectores ↓ *b* no contienen ningún programa y constituyen pura y simplemente la señalización mediante retroacciones de la existencia de oposiciones o de desequilibrios. Es así como, si clasificamos en los vectores ↓ *b* las acciones exógenas que intervienen en la construcción de los

caracteres fenotípicos x', y', z', estas acciones no constituyen su única fuente: sólo intervienen desencadenando los tanteos o ensayos exploratorios que denominaremos vectores $\uparrow c$. Dicho de otro modo, los caracteres x', y' y z' son el producto de la conjunción $(\downarrow b) \times (\uparrow c)$ y en absoluto el de una preformación programada por el entorno y transmitida por los vectores $\downarrow b$. Con más razón, en el caso de los desequilibrios x'', y'' y z'' lo que transmite la retroacción $\downarrow b$ no podría constituir un mensaje (comparable al de un ARN) que indicaría «lo que hay que hacer», ni siquiera «lo que pasa»: la información transmitida en este caso por el vector $\downarrow b$ se limita *exclusivamente* a indicar que «algo no funciona». En cuanto a los vectores $\uparrow c$, se constituyen entonces en cada nivel mediante las exploraciones, ensayos o tanteos provocados por los conflictos entre los $\uparrow a$ y los $\downarrow b$. Estos conflictos (que, concretamente, son el resultado de las oposiciones entre la programación génica y el entorno) constituyen por lo tanto desequilibrios (o desviaciones del programa) y pueden ser más o menos rápidamente superados, como en la producción de las variaciones fenotípicas x', y' y z'. Pero pueden también permanecer latentes, como fuentes de inestabilidad real o virtual, etc., y es el caso de los desequilibrios x'', y'' y z'' cuando existen y, por lo tanto, cuando el fenotipo no se encuentra completamente estabilizado (y se convertirá en consecuencia en fuente de una fenocopia). Añadamos que los ensayos y exploraciones $\uparrow c$, por su mismo carácter de tanteos, no desembocan naturalmente en las soluciones buscadas, es decir, en

las reequilibraciones que eliminan conflictos y desequilibrios, más que por un juego de regulaciones con una selección debida a los entornos externo y sobre todo interno, contribuyendo esta selección orgánica por lo tanto en parte a una progresiva conciliación del programa ↑ *a*, de las desviaciones ↓ *b* y de los ensayos de corrección ↑ *c*.

IV

(13) Se plantean entonces de modo natural dos problemas solidarios: ¿hasta qué nivel descienden los vectores ↓ *b*, y por tanto las repercusiones o señalizaciones de los desequilibrios, y a partir de qué niveles esta información según la cual «algo no funciona» va a desencadenar estas respuestas del tipo ↑ *c*?

En los niveles superiores, las desviaciones ↑ *b* y las respuestas ↑ *c* se observan corrientemente. Por ejemplo, basta que se destruya un brote en cualquier punto de un *Sedum* para que vuelva a crecer otro al lado, que no se habría producido sin esta exigencia de compensación, o que una rama no separada se encuentre mal expuesta y se seque un poco para que se provea de raíces adventicias: ha habido por lo tanto señalización de vuelta de los desequilibrios ↓ *b* hasta cualquier etapa con renovación de las construcciones a partir de ese nivel, pero es evidente que estas realizaciones, de acuerdo con un programa epigenético contrarrestado simplemente en un punto, no implican una retroacción hasta el punto de origen total. Por el contrario, cuando

se trata de factores que condicionan la alimentación e incluso la vida del organismo en el curso de todo el crecimiento, como puede darse el caso en cuestiones de tamaño, etc., es entonces obligatorio que el desequilibrio repercuta cada vez más, hasta los niveles elementales.

Por lo tanto, nuestra primera hipótesis será que, en caso de desequilibrios duraderos x'', y'' y z'' engendrados por la formación fenotípica, gracias a repercusiones progresivas de esta clase, aquéllos acabarán por sensibilizar los genes responsables de la realización del programa epigenético, y por tanto de las síntesis en que consiste el crecimiento. Pero, repitámoslo con insistencia, esta señalización por los vectores $\downarrow b$ no constituye en absoluto un mensaje diferenciado, que describe con una retroacción detallada «lo que ha pasado», ni sobre todo «lo que hay que hacer»: sólo se trata de la manifestación de una perturbación y esta manifestación no se traduce en el envío de un mensaje o de un mensajero, distinto de las capas de tejidos o citoplásmicas que atravesaría, sino en una sucesión de bloqueos, fuentes de selecciones exteriores. Si, por ejemplo, denominamos A, B, C, D, E a los niveles sucesivos de síntesis, que conducen de los genes reguladores en A a un nivel E en el que se produce un desequilibrio x'', la síntesis normal resulta entonces perturbada o bloqueada en E: si lo es en E, se producirán entonces igualmente alteraciones en D que perturbarán a su vez la tarea sintética en C, luego en B, hasta la sensibilización de A.

(14) En particular observemos que en tal modelo hipotético no tenemos necesidad de ad-

mitir como necesario un mensaje de vuelta del ARN en B al ADN en A. Las experiencias de Temin y de Beljansky muestran que parece posible en ciertos casos, por mediación de la «transcriptasa inversa» (cap. 4, III), pero no sabemos si el mecanismo es general y no tenemos ninguna necesidad de él en el modelo presente: basta que el ARN modificado en alguna medida en B (o más precisamente obstaculizado en su actividad por un bloqueo relativo en C) no pueda aceptar ya tan eficazmente como antes los impulsos que emanan del ADN para que esta resistencia en B sensibilice los genes reguladores en A. Así pues, es a modo de obstáculos selectivos, y por lo tanto de información de alguna manera negativa, y no de mensaje positivo, como hay que concebir el vector $\downarrow b$, cuando como transmisor de perturbaciones observables en los niveles superiores se limita a señalizarlas en los niveles de origen, en forma de resistencias o de dificultades en la construcción sintética. De forma general, si se admite, como todo parece probarlo, que la construcción epigenética constituye un sistema fuertemente integrado gracias a las regulaciones propias de cada nivel y a las interregulaciones que le unen a los anteriores y a los posteriores, parece evidente que la información en el sentido constructivo $\uparrow a$ implica, como en todo sistema teleonómico en cadena, una información de vuelta: o bien todo, en la construcción, se desarrolla normalmente y no hay necesidad de una señalización diferenciada («sin noticias = buenas noticias»), o bien hay perturbaciones o bloqueos relativos, y sólo pueden comunicarse por repercusiones retroactivas,

es decir, por alteraciones recurrentes que proceden de un modo progresivo.

V

(15) Nuestra segunda hipótesis podrá parecer más cargada de implicaciones que la precedente, pero no constituye más que su consecuencia lógica; se trata de que si desequilibrios en el curso de la epigénesis repercuten retroactivamente hasta una sensibilización de los genes reguladores, éstos van a responder con diferentes tanteos, pudiendo presentarse esta respuesta génica entonces de dos formas: o bien un simple restablecimiento sin producción de mutaciones, es decir, una reequilibración simple que restablezca el equilibrio anterior en el seno del genotipo ya situado, o bien un conjunto de múltiples variaciones, que constituyan nuevas mutaciones entre las que el entorno interior opere una elección selectiva, lo cual, sin ninguna «fijación» de los caracteres fenotípicos, desembocará en un parecido con ellos, ya que las condiciones selectivas son las mismas.

Hay, pues, una serie de puntos que comentar y justificar: *(a)* la relación eventual entre la producción de mutaciones y los desequilibrios epigenéticos, lo que constituiría en un sentido amplio un caso particular de «pedogénesis» (véase cap. 3, II B; *(b)* el carácter semialeatorio y semiexploratorio de estas nuevas mutaciones, que en cierto sentido se constituirían al azar, pero sólo en el campo abierto por los desequilibrios, y que, en relación con las fronteras de

ese campo y con las condiciones de una reequilibración maximizadora consistirían, desde este segundo punto de vista, en una especie de ensayos o exploraciones; *(c)* el parecido final entre el genotipo por último seleccionado por los entornos interior (selección orgánica) o exterior y el fenotipo cuyas imperfecciones han producido los desequilibrios que han dado origen a todo este proceso.

(16) Por lo que respecta a las conexiones entre la producción de nuevas mutaciones y los desequilibrios de la síntesis epigenética, recordemos en primer lugar que a menudo se admite una distinción entre mutaciones bruscas, producidas por una desorganización más o menos teratológica e incluso letal, que sería de naturaleza completamente aleatoria, y las «pequeñas» mutaciones que son el resultado de fluctuaciones restringidas alrededor de un carácter génico determinado. Si tiene fundamento esta distinción, de ella se deduce la existencia, bastante natural, de una cierta relación entre las dos funciones de genoma, una la de transmisión hereditaria, otra la de fuente de las síntesis epigenéticas, en el sentido de que si las pequeñas mutaciones van a modificar las síntesis, recíprocamente las posibles perturbaciones en el seno de estas últimas tienen que sensibilizar a sus genes reguladores y por lo tanto modificar las transmisiones. Lo cual no significa en absoluto, repitámoslo, que haya transmisión de caracteres fenotípicos adquiridos. Simplemente hay repercusión o propagación de los desequilibrios en la dirección del vector ↓ *b*, hasta los genes reguladores encargados de controlar las síntesis:

en este caso, habría producción de variaciones génicas o «pequeñas» mutaciones, ya que el genoma forma un sistema total y, como afirma Dobzhansky, actúa «como una orquesta» y no como un conjunto de solistas.

Ciertamente se podría objetar que los genes reguladores de las síntesis epigenéticas no son necesariamente los mismos que rigen las transmisiones hereditarias a las siguientes generaciones y constituyen por lo tanto la fuente de posibles mutaciones. En efecto, en general toda transmisión (incluido el caso de las mutaciones) implica nuevas epigénesis, pero las síntesis epigenéticas no retroactúan sin más sobre las transmisiones mediante mensajes positivos. Sólo si sigue siendo evidente esta verdad cuando se trata de niveles distintos y superpuestos, hay que responder que los genes reguladores de las transmisiones y los de la epigénesis, incluso si son distintos, sólo pueden presentar conexiones entre sí, ya que se encuentran situados en el mismo nivel, en la medida en que los dos forman parte del mismo genoma con su homeostasis total. Por otra parte, repitamos que la señalización que hemos introducido como hipótesis, al poder sensibilizar de vuelta a los genes reguladores de las síntesis, solamente tiene un carácter negativo y no positivo, es decir, anuncia exclusivamente un fallo de funcionamiento: sería entonces esta perturbación la que implicaría la producción de mutaciones mediante una conexión inevitable con los genes responsables de las transmisiones hereditarias.

(17) Pero una cuestión previa, que se habría podido suscitar a propósito de la primera hipó-

tesis discutida en (13) y (14), y que se plantea de forma aún más imperiosa en este momento, es comprender por qué la señalización de los desequilibrios, de acuerdo con la dirección ↓ *b*, debe volver a descender hasta el genoma, y por qué sería cosa de éste reaccionar con nuevas variaciones, cuando se ha admitido la posibilidad de respuestas mediante tanteos y reequilibraciones a todos los niveles sin tener que volver a descender al punto de partida.

En efecto, todas las células del organismo poseen en su núcleo cromosomas, y por lo menos una fracción de ADN, de tal modo que las readaptaciones deberían poder producirse en principio en todas las regiones, en virtud de lo que se ha denominado la «omnipotencia» u «omnipotencialidad» de las virtualidades genéticas de cualquier genotipo. Pero es evidente que estos sistemas locales están subordinados a un sistema total, porque a todo poder positivo debe corresponder una posible inhibición, ya que, si no, cualquier parte del organismo daría origen a cualquier producción. Por lo tanto, es evidente que el sistema total no se reduce a una suma de sistemas o a niveles particulares, y que está encargado de una regulación de conjunto, tan importante para coordinar las inhibiciones como los factores positivos, unos en función de otros en la misma medida que cada categoría por separado. Parece que se puede concluir que todo desequilibrio que interese a la totalidad del organismo (alimentación, etc.), y no solamente a tal o cual sector particular, repercutirá hasta el origen de este sistema total, lo que no significa que cualquier desequilibrio presente ese

carácter general y exija señalizaciones necesarias hasta el nivel del genoma y hasta desencadenar en él variaciones exploratorias; pero cuando se trata de situaciones normales o anormales, o simplemente de inestabilidad crónica o de una reequilibración estable parece imponerse la hipótesis.

(18) Dicho esto, para justificar la interpretación según la cual estas nuevas variaciones génicas no seguirán siendo puramente aleatorias, sino que en parte serán exploratorias (ciertamente con todo lo que conlleva de azaroso el tanteo o el ensayo, pero también con una especie de despejamiento del campo de lo posible), conviene recordar en primer lugar los supuestos mecanismos de la selección orgánica que conducirá a la elección de los mutantes aceptables, además de la selección por el entorno.

Entenderemos por selección orgánica una clasificación o elección de las variaciones en función no solamente de los caracteres generales del entorno interior del genotipo encarnado en un fenotipo determinado, sino también de las propiedades y del grado de resistencia o de integración de los mecanismos reguladores que intervienen en cada nivel de la síntesis, en el curso de su epigénesis. Concebida de este modo, la selección orgánica puede desembocar en primer lugar, y de dos maneras, en una primera eliminación de ciertas variaciones en favor de las que después serán sometidas a una segunda clasificación o elección. Una de estas maneras es naturalmente la exclusión de las variaciones letales o patógenas, pero la otra equivale a impedir por el contrario variaciones en cualquier

sentido, en la medida en que dañan a sistemas demasiado estables, que las eliminan pronto y las vuelven a llevar al buen camino (el de la «homeorresis» de Waddington). Quedan entonces las variaciones que no entran en una u otra categoría, es decir, que van a afectar a regiones con un desequilibrio relativo, pero duradero (como puede ser el caso de la mayoría de las situaciones fenotípicas nuevas). En este caso, pues, en la segunda vuelta eliminatoria la selección orgánica se reduce a una especie de equilibración de mecanismos elementales: si la variación aumenta el desequilibrio, se produce entonces automáticamente un obstáculo selectivo y es eliminada; si, por el contrario, lo disminuye, es aceptada, y sucede lo mismo en lo que atañe a las siguientes, que pueden como en todo tanteo oscilar entre las regresiones parciales y los progresos sucesivos hasta que se alcanza la estabilización.

(19) En particular parece que la fuerte integración de la célula germinal, en los estadios inferiores de las síntesis epigenéticas, ejerce un control continuo sobre las mutaciones; de ahí surge la importante idea de L. L. Whyte de una regulación de las mutaciones, que puede ir desde una «desmutación» de las nocivas hasta el refuerzo de las más favorables. Igualmente R. J. Britten y E. H. Davidson formularon en 1969 la hipótesis de una «regulación génica» cuyo interés consiste en que trata de relacionar las novedades con las combinaciones anteriores. Ahora bien, si las mutaciones se encuentran sometidas a regulaciones, no parece exagerado considerar como un conjunto de ensayos o de

exploraciones las variaciones génicas que se producen como respuesta a los desequilibrios que pueden subsistir en el seno del fenotipo antes de la fenocopia. Naturalmente esto no significa que haya un ensayo de copia o de fijación de los caracteres positivos x', y', z' de los que hablábamos anteriormente, sino que hay una utilización de todos los posibles para remediar los desequilibrios x'', y'', z'', lo cual no es en absoluto lo mismo. Por ejemplo, se trata de inhibir un carácter desfavorable, como el de una espira alargada en las limneas que viven en aguas lacustres agitadas, lo que realiza de forma estable el genotipo *lacustris*, mientras que los fenotipos de la misma forma contraída constituían la sede de un conflicto permanente entre su comportamiento o su morfogénesis y los caracteres de la programación hereditaria de los genotipos de razas II o III (véase el cap. 3). O bien se trata de reforzar un carácter favorable como el aumento de clorofila y de capacidad fotosintética en los *Sedum* del genotipo *parvulum*, mientras que los fenotipos correspondientes sólo obtienen este resultado en conflicto con el color glauco, que es el más habitual en la programación genética de los *sediforme*. En una palabra, la poca cantidad de variaciones génicas que se producen en tales casos consiste en explorar las diversas posibilidades de inhibiciones y de refuerzos (posibilidades por otra parte correlativas, como en lógica lo son la presencia de un predicado *a* y la exclusión de aquellos que implican *no a)* hasta conseguir un estado de reequilibración suficiente.

VI

(20) Llegamos al problema decisivo y final: el del parecido, en el seno de la fenocopia, entre el nuevo genotipo que «copia» y el fenotipo anterior que es a la vez reemplazado y «copiado». Todo lo que antecede muestra de modo suficiente que en nuestra interpretación no hay ni transmisión ni siquiera «fijación» de los caracteres del fenotipo, sino una reconstrucción endógena por el genotipo; si esta reconstrucción aparece después como una «copia», es porque el genotipo tenía que resolver los mismos problemas, en conflicto con el mismo entorno exterior, y por lo tanto en el mismo marco *x*, *y*, *z*, y los ha resuelto construyendo caracteres análogos a *x'*, *y'* y *z'* porque se ha sometido a las mismas condiciones selectivas del mismo entorno interno al eliminar los desequilibrios *x''*, *y''* y *z''*.

La diferencia entre este modelo y el de la transmisión lamarckiana es evidente. Si denominamos A, B, C, D, E a los niveles sucesivos de la epigénesis, como en (13), la solución de la transmisión directa equivaldría a suponer que un carácter fenotípico *x'* ó *y'*, que se produce en los niveles E o D mediante interacción entre las síntesis endógenas y el entorno, va a introducirse, por ese mismo hecho, en el mecanismo de esas síntesis en C y B hasta modificar el genoma en A, inscribiéndose entonces, bajo la forma de una nueva mutación, en el programa hereditario de estas síntesis. En el modelo que proponemos los caracteres fenotípicos *x'* ó *y'* no son ni transmitidos ni indicados a los genes reguladores en A, pero como perturban la síntesis

normal en D o en E, estas desviaciones o alteraciones constituyen una especie de bloqueo o de obstáculo a superar que engendra desequilibrios x'' ó y'' en C y en B, y estos desequilibrios son los que, por sí solos, sensibilizan a los genes reguladores en A, sin ninguna información sobre su causa o su naturaleza en E o en D, ni *a fortiori* sobre los caracteres x' ó y' en su morfología. Es entonces cuando, únicamente en función de la retroacción que anuncia que «algo no funciona normalmente», pero sin decir qué, se producen nuevas mutaciones, ya que una alteración, incluso leve, en el nivel del genoma sólo puede producir variaciones génicas: la variación actuará en este caso en el orden A $\rightarrow$ E (por lo tanto $\uparrow$), mientras que en caso de transmisión lamarckiana se constituiría en el orden E $\rightarrow$ A (y por lo tanto $\downarrow$).

(21) El problema es comprender entonces por qué estas variaciones se van a parecer finalmente a los caracteres fenotípicos x', y' ó z'. En principio, tales mutaciones van a desarrollarse en cualquier dirección, a la manera de tanteos no orientados. Pero como la selección orgánica, que interviene desde un principio, es una función del entorno interior y del conjunto fuertemente integrado de los aparatos de la síntesis epigenética, se impone una primera clasificación desde el comienzo, como ya se ha dicho: las variaciones sólo pueden desarrollarse en las zonas de desequilibrio, permaneciendo las demás regiones estables y por lo tanto resistentes.

(22) En cuanto a las zonas de desequilibrio, la cuestión se plantea del modo siguiente. Por una parte intervienen la tendencia y las fuerzas

propias de la programación epigenética hereditaria y normal, pero, por otra parte, son localmente contrarrestadas o desviadas por las imposiciones del entorno exterior *x*, *y*, *z*, y las correlativas del modelo interior solidario de la formación de los caracteres fenotípicos *x'*, *y'* y *z'*. Ahora bien, estas limitaciones ejercían hasta entonces una acción causal directa, ya que los caracteres fenotípicos *x'*, *y'*, *z'* constituían el producto causal o «efecto» de la acción que ejercían sobre el desarrollo de la epigénesis. Por el contrario, en relación con las variaciones génicas, estas limitaciones no constituyen más que un molde o marco obligado, en el seno del cual se han de insertar las mutaciones. Quizás se responda que esto es jugar con las palabras y que un molde ejerce también una acción causal, o por lo menos una reacción en el sentido de la tercera ley de Newton (acción y reacción). Pero hay una diferencia y es fundamental, ya que toda la oposición entre la biología contemporánea y el lamarckismo se basa en tal distinción: la acción causal ejerce una acción directa en el sentido de que su efecto traduce sus caracteres positivos, mientras que un molde sólo ejerce una acción selectiva, y en este sentido negativa, en la medida en que aparta las variaciones que no se ajustan a él e impone por lo tanto una clasificación o elección por mediación de una serie de ensayos sucesivos. En otros términos, no es el entorno, ni externo ni siquiera interno, el que produce las variaciones génicas nuevas como engendra las variaciones fenotípicas: las mutaciones siguen siendo completamente endógenas y exploran las zonas de desequilibrio has-

ta una adecuación suficiente al molde o marco impuesto; por lo tanto hasta que éste las acepta después de una selección, pero sin haberlas producido.

(23) Sólo que, como se trata de variaciones endógenas, la solución final es muy diferente de la que caracteriza al fenotipo inicial, a pesar de las coincidencias impuestas por el mismo marco. En el caso del fenotipo las nuevas condiciones exteriores *x*, *y* y *z* entraban en conflicto con la programación epigenética hereditaria, y los caracteres fenotípicos *x'*, *y'* y *z'* sólo constituían un compromiso o equilibrio inestable entre dos clases de influencias heterogéneas. En el caso del nuevo genotipo, por el contrario, el propio programa epigenético resulta modificado por las nuevas mutaciones, una vez que éstas han sido seleccionadas por los entornos externo e interno: en la medida en que se han podido poner de acuerdo con el molde, pues, son parecidas a los fenotipos anteriores en sus caracteres *x'*, *y'*, *z'*; y muy distintas en la medida en que están equilibradas (en oposición a *x"*, *y"*, *z"*) y en que forman parte a partir de ese momento de un programa hereditario coherente.

(24) Entonces el nuevo equilibrio presenta el carácter notable de una especie de interdependencia entre las mutaciones o las variaciones (tanto en las síntesis como en las transmisiones) y la o las selecciones. En lo que atañe a estas últimas, el marco o molde exterior (*x*, *y*, *z*) sólo representa uno de los factores en juego, estando constituidos los demás, como ya se ha dicho, por el conjunto de los procesos sintéticos y por el entorno interior, es decir, por una selección

orgánica que desempeña una función fundamental: J. Monod la resume hablando de la selección impuesta por «el conjunto de las estructuras y actuaciones del aparato teleonómico»[2]. Ahora bien, como éste se encuentra en estado de desequilibrio local momentáneo, esta selección interna desempeña una doble función: una función conservadora, por supuesto, ya que se trata de mantener la integración general del sistema, pero también una función autocorrectora, ya que orienta o canaliza las mutaciones en las zonas de desequilibrio. En cuanto a estas variaciones, su efecto es igualmente doble: un conjunto de cambios, por una parte, pero también una reequilibración que orienta las presiones selectivas al tiempo que respeta la forma general del sistema. Si las selecciones exteriores, impuestas por el entorno, desembocan en un equilibrio local entre sus modificaciones y el organismo, la selección orgánica conduce a un equilibrio entre los subsistemas de una misma totalidad, lo que constituye un nivel superior de coherencia. En este sentido, las variaciones invocadas no se deben al entorno, ya que son endógenas, ni son propiamente aleatorias, ya que están canalizadas por un aparato selectivo (que en parte se encuentra modificado u orientado por ellas), sino que consisten en sucesiones de ensayos que son respuesta a desequilibrios. Entonces se comprende la razón por la que, en la medida en que la noción de selección se orienta en la dirección de la elección, en relación con lo que Monod denomina el «aparato teleonómico»,

2 *Le hasard et la nécessité*, p. 141.

el concepto de variación sólo puede remitir por simetría al de ensayo o exploración dirigidos *(scanning):* en una palabra, la variación génica canalizada es comparable a lo que, en el plano del comportamiento, es un tanteo por «ensayos y errores», con su parte de azar, pero también con su orientación general dictada por las necesidades de una reequilibración.

(25) A título de observación final, conviene subrayar el carácter constructivista de esta interpretación de las fenocopias. Por una parte, si el nuevo genotipo constituye el resultado final de conflictos e interacciones entre el organismo y el entorno, y si por lo tanto este último interviene necesariamente como uno de los elementos transformadores de la situación causal, la misma adaptación tiene como factor de producción, no el entorno como tal, sino en gran medida y de modo constante la acción que el organismo ejerce sobre él, lo cual no es equivalente en absoluto. En el plano de los fenotipos ya hemos insistido en esta multiplicidad de respuestas, que tienden a recorrer el campo de los posibles, y cada una de las cuales tiende a utilizar del mejor modo posible las condiciones presentes. Ahora bien, utilizar no significa someterse: cuando un *Sedum* dirige todos sus tallos hacia lo alto o los despliega en retoños trepadores, cuando provoca la abscisión de sus ramas secundarias o las retiene para no separarse de ellas hasta más tarde, etc., se trata de «estrategias» en un juego con un contrario, y no de los efectos de una simple determinación exterior, porque incluso sacando a colación los factores de luz, temperatura, suelo, etc., que inter-

vienen con toda seguridad, éstos no actúan como una composición de fuerzas sino que dan lugar a una especie de asimilación o integración en un sistema teleonómico dominado por el comportamiento reactivo total del organismo. En el caso de las mutaciones, cuando sólo se retiene un genotipo final único, la amplitud de los tanteos previos puede ser mayor, como sucede, en el plano del comportamiento, en el momento del ajuste de una conducta de complejidad superior, de donde surge la idea corriente de producciones puramente aleatorias con selección posterior. Pero, por una parte, se acaba de recordar que este producto terminal es el resultado de variaciones que se presentan como ensayos o tanteos orientados tanto como de selecciones, cuyas formas orgánicas equivalen a elecciones en función de la conservación o la mejora de las regulaciones propias de la epigénesis; ahora bien, estas exploraciones y estas elecciones entrañan de nuevo una dimensión teleonómica que constituye la prueba de su carácter de actividades. Por otra parte, en la selección del mejor genotipo interviene una propiedad fundamental inherente a tales situaciones de autorregulación, que es su plasticidad, o dicho de otro modo, en el caso particular, su capacidad de engendrar nuevos fenotipos tras haber reemplazado a uno.

Estos diversos aspectos de las acciones que el organismo ejerce sobre el entorno, sin volver sobre aquel del que hablábamos en el capítulo 2, que es la extensión misma de ese entorno, parecen constituir, pues, la prueba del carácter constructivo de las variaciones evolutivas, aun-

que sean mínimas, como las que se han tratado en este ensayo. Es cierto que se tropieza entonces con la conocida objeción, según la cual toda novedad aparente se encuentra predeterminada en el supuesto «lenguaje» del ADN (que no tiene nada de lenguaje, puesto que su información consiste en significados y no en significantes[3]), cuyas «letras» están constituidas de una vez para siempre, consistiendo la evolución sólo en combinarlas de todas las maneras deducibles en «palabras», en «frases» o en «capítulos» diferentes... Esto equivaldría, pues, a sostener que estando determinado nuestro alfabeto, todos los libros pasados y presentes sólo son combinaciones de él; pero como ingeniosamente ha hecho observar G. Cellérier, «había que escribirlos». Por otra parte, escoger determinadas combinaciones es excluir otras, lo cual da origen entonces a un conjunto de procesos históricos irreductibles entre sí que multiplica las relaciones de orden además de las combinaciones sincronizables. El «conjunto de los posibles» se convierte entonces en una noción antinómica, porque la realización de cada uno de ellos «abre» otros nuevos: ahora bien, es esta «apertura», según Rensch, la que constituye precisamente el «progreso» evolutivo.

[3] El gran lingüista HJELMSLEV ha mostrado, en efecto, que la existencia de un lenguaje se encuentra ligada a la de dos sistemas (en realidad los «significantes» y los «significados»), cuyos functores o derivaciones siguen siendo heterogéneos, lo cual no es el caso del código genético.

SEGUNDA PARTE

LOS PROBLEMAS COGNOSCITIVOS

6. EL EQUIVALENTE COGNOSCITIVO DE LA FENOCOPIA

En esta segunda parte estudiaremos sucesivamente determinados problemas de la inteligencia, sin ocuparnos de las formas más elementales de conocimiento, como las percepciones, los hábitos, la memoria, etc. En efecto, nos ha parecido que el interés de la fenocopia consistía en que es natural en este fenómeno desempeñar una función bastante general en los mecanismos de la evolución, ya que proporciona un inicio de explicación de la adaptación al entorno, si no nos contentamos con el esquema de las variaciones al azar y de las selecciones *a posteriori*, que sigue siendo de una completa inverosimilitud desde el punto de vista de las probabilidades. Ahora bien, suponiendo que el proceso de la fenocopia presenta, tal como hemos tratado de interpretarlo, cierta generalidad, la cuestión que naturalmente conviene plantear, si estamos interesados en las relaciones entre la vida orgánica y el conocimiento, es la búsqueda de algún equivalente suyo en el seno de los funcionamientos cognoscitivos, ya que en este ámbito el organismo corresponde al sujeto y el entorno al conjunto de los objetos exteriores que se trata de conocer, y volvemos a encontrar

de este modo un problema análogo de adaptación. Pero precisamente en la medida en que se formula la hipótesis de una cierta generalidad, es en lòs estadios superiores del conocimiento, es decir, en el nivel de la inteligencia, donde conviene tratar de verificarla.

I

Pero la comparación que vamos a esbozar puede parecer paradójica o, peor aún, desprovista de significado si nos atenemos a las ideas corrientes que han reinado durante mucho tiempo en el seno del neodarwinismo en biología y del behaviorismo en el estudio del comportamiento. En efecto, para el primero el mecanismo de la evolución es fundamentalmente endógeno, lo que no negamos, pero el entorno no desempeña más que una función esencialmente negativa: por una parte, elimina todo lo que no le conviene, lo cual admitimos también naturalmente, pero, por otra parte, no interviene para nada en el caso de adaptaciones precisas y diferenciadas, como la forma de un pez, el pico de un pájaro carpintero o de un colibrí, las callosidades de los facoceros, etc. En todos estos casos (y en realidad son coextensivos con toda la evolución), la doctrina sólo tiene una respuesta: la inagotable capacidad del azar para producir cualquier cosa, incluso esas invenciones que para nosotros son espectaculares, y de nuevo la función puramente negativa del entorno, que se limita a retener lo que se tiene a bien ofrecer en materia de variaciones preajus-

tadas, pero esto sólo porque elimina entonces las formas menos ventajosas. Por lo tanto es este carácter pasivo de la selección y del entorno lo que constituye, por supuesto, la gran laguna de tal punto de vista, y es tan considerable que una mente tan profundamente esforzada en su lógica como la de J. Monod saca la conclusión, en un pasaje ya citado en el capítulo 1, de que la evolución no es «en absoluto una propiedad de los seres vivos» y no se basa más que en las «imperfecciones» de la conservación génica cuando ésta es perturbada por el azar. En una palabra, para tales interpretaciones nada se debe al entorno, sino una capacidad de filtro, y todo es endógeno en la producción de las variaciones, pero con la imperativa condición de enriquecer la conservación génica con una sumisión indefinida a los ilimitados caprichos del azar.

Volviendo ahora a lo que ha sido durante mucho tiempo la doctrina oficial del comportamiento, encontramos un panorama completamente invertido: en la medida en que el sujeto (por lo tanto el organismo en su comportamiento) adquiere cierto conocimiento, ya se trate del «saber hacer» propio de un aprendizaje sensorio-motor o de las formas más elevadas de la intelección, siempre es porque ha conseguido registrar algo observable extraído de los objetos, constituyendo de este modo el entorno exterior la única fuente posible del progreso cognoscitivo: en efecto, a todo estímulo externo corresponde una «respuesta» del sujeto, pero definida por Hull en términos de «copia funcional» de la situación exterior. Dicho de otro modo, en

esta segunda perspectiva el entorno es todopoderoso y por así decirlo activo en un sentido esencialmente positivo, mientras que el sujeto sigue siendo pasivo en cuanto puro receptor. Incluso cuando las palomas de Skinner aprietan una palanca, este inicio de acción sobre el entorno no tiene como resultado más que descubrir sus propiedades para experimentar luego sus variaciones en forma de refuerzos exteriores de diferentes valores.

Se sobreentiende, incluso si se experimenta cierta sorpresa al ver en qué medida los partidarios de cada una de estas dos doctrinas oficiales se ocupan poco de lo que la otra afirma, que no son lógicamente contradictorias entre sí, ya que el neodarwinismo sólo se ocupa de la herencia genotípica y el behaviorismo de reacciones que siguen siendo esencialmente fenotípicas, y por lo tanto no hereditarias. Si unos y otros tuvieran razón, equivaldría esto a afirmar, pues, que el entorno desempeña una función puramente negativa en el plano del genotipo y esencialmente positiva en el del fenotipo, lo cual no tendría nada de molesto si no existieran relaciones entre estos dos planos. Pero si, en el caso de una afortunada eventualidad para nosotros, presentara el proceso de la fenocopia cierta generalidad, este hecho llevaría a poner en cuestión seriamente, por el contrario, la validez de estas hipótesis clásicas.

Tratemos, pues, de indicar desde el comienzo en qué nos parecen erróneas una y otra, en lo que respecta a la función del entorno: en los dos casos de las variaciones genotípicas y de los comportamientos o conocimientos, hay que

buscar el factor primordial, no en las acciones negativas (pura selección) o positivas (esquema estímulo-respuesta o ER) de ese entorno, sino en las acciones que el organismo o el sujeto ejercen *sobre* ese entorno, y esto gracias a iniciativas esencialmente endógenas. Dicho de otro modo, si nuestra interpretación de la fenocopia tuviera alguna probabilidad de ser válida, permitiría dar esta respuesta común a las dos doctrinas clásicas del neodarwinismo y del behaviorismo: el entorno desempeña un papel fundamental en todos los niveles, pero a título de objeto de conquista y no de causalidad formadora, habiéndose de buscar ésta, y de nuevo en todas las escalas, en las actividades endógenas del organismo y del sujeto, que seguirían siendo conservadores e incapaces de invención (como los *Lingula*, que no han evolucionado desde el paleozoico o como ciertas sociedades o ciertos adultos humanos) sin los múltiples problemas que el entorno o el mundo exterior plantean, pero a los que pueden responder mediante ensayos y exploraciones de todas clases, desde el plano elemental de las mutaciones al plano superior de las teorías científicas, con la condición, sin embargo, de no contar sólo con el azar, divinizado por tantos biólogos, y someterse a regulaciones.

Desde tal punto de vista, se hace entonces aceptable e incluso bastante probable una cierta generalidad del proceso de la fenocopia: simplemente significaría que esta conquista del entorno, que por otra parte puede considerarse como una extensión de la tendencia vital fundamental a la asimilación, se inicia normalmente

mediante simples ensayos de acomodación fenotípica o de conocimiento empírico, pero, en virtud de exigencias internas de equilibración, alcanza formas de asimilación más sólidas. Estas se reparten entonces entre todos los niveles, a partir de la «asimilación genética», si recogemos el término de Waddington para designar la consolidación mediante selección orgánica de las mutaciones, o de la «copia» (dicho de otro modo, de la reconstrucción, si se admite nuestra interpretación de la fenocopia) de los fenotipos bien adaptados hasta las asimilaciones cognoscitivas de todos los niveles, incluyendo los del pensamiento científico.

II

Pero para buscar equivalentes de la fenocopia en el plano de la inteligencia, es preciso que antes nos extendamos sobre ciertas generalizaciones previas y sobre su legitimidad, que implicaría naturalmente una ampliación de las definiciones. De ahora en adelante denominaremos «fenocopia en sentido amplio» al reemplazo de una formación exógena (fenotípica o cognoscitiva, en los dos casos debida a una acción del entorno o de la experiencia de los objetos) por una formación endógena debida a las actividades del organismo o del sujeto. Ahora bien, en este punto hay que efectuar una generalización. En el caso de la fenocopia biológica, esta formación endógena que reemplaza a la simple adaptación consiste en un nuevo genotipo, y por lo tanto en una forma que se elabora en el

genoma, capaz de una transmisión hereditaria. Por el contrario, en lo que respecta a la inteligencia, sólo entenderemos por «endógenas» las estructuras elaboradas gracias a las regulaciones y a las operaciones del sujeto. No obstante, el término endógeno parece legítimo por el hecho de que estas estructuras no se sacan de los objetos, sino que dependen de una actividad lógico-matemática interna que surge de la coordinación de las acciones del sujeto: estas estructuras se añaden entonces, sirviéndoles de marco asimilador, a las propiedades del objeto, pero sin haberse extraído de él. Además, a partir de un cierto nivel que caracteriza a la lógica y a las matemáticas denominadas precisamente «puras», estas estructuras endógenas no enmarcan ya objetos (sino «objetos cualesquiera») y funcionan deductivamente de forma exclusivamente formal, lo que confirma retroactivamente su carácter endógeno.

Esta extensión del término «endógeno» se hace necesaria por dos tipos de consideraciones, por otra parte las dos de naturaleza biológica. La primera es que las estructuras de la inteligencia no son innatas y sólo se imponen como necesarias al final de una larga construcción. Ciertamente hay un factor hereditario en el funcionamiento del intelecto, en el sentido de que nunca se ha podido elevar el grado de inteligencia de un individuo, incluso aunque fuera medio o débil. Por el contrario, las estructuras en cuanto tales, como las relaciones lógicas generales de transitividad o de distributividad, o las estructuras de grupo o de retículo (combinatoria), sólo se adquieren en el curso de una

larga epigénesis en que los factores de actividad y de ejercicio desempeñan una función con tanta importancia como la maduración de las coordinaciones nerviosas. Pero, en segundo lugar, si se nos permite considerar las estructuras lógico-matemáticas como endógenas, es porque son construidas por el sujeto que las extrae de las formas generales de coordinaciones de sus acciones, y porque estas mismas coordinaciones se basan en las coordinaciones nerviosas que se derivan en último término de las coordinaciones orgánicas. En otros términos, si estas estructuras no son propiamente hereditarias, constituyen no obstante una prolongación de las regulaciones orgánicas. Además, si dan lugar a una epigénesis, suponen por lo tanto interacciones con lo exterior, reemplazándolas precisamente poco a poco por un funcionamiento puramente interno, en el nivel en que el formalismo y la axiomatización no dependen ya para nada de los objetos.

III A

Quedando entendido, pues, que, de ahora en adelante, el término «exógeno» significará, en lo que respecta a un conocimiento, el hecho de ser extraído de la experiencia física, y el término «endógeno» el ser debido a una construcción lógico-matemática, vamos a proceder del modo siguiente para tratar de encontrar en el terreno cognoscitivo lo que corresponde a las fenocopias en cuanto reemplazos de lo exógeno por lo

endógeno: partiremos de los niveles superiores para examinar en ellos las relaciones entre la deducción y la experiencia y volveremos a bajar para recordar el estado de este problema en cuanto a la formación de la causalidad y de las diferentes formas de abstracción en los niveles elementales. Habiendo establecido estas analogías globales entre las situaciones coercitivas y las de la fenocopia, trataremos de hacer ver en qué medida las relaciones entre los factores exógenos y endógenos que caracterizan el desarrollo de los conocimientos son comparables, y en muchos casos isomorfas hasta en el detalle, con las relaciones entre fenotipos y genotipos que hemos recordado en la primera parte de este ensayo.

Por lo que respecta a la general necesidad de reemplazo de lo exógeno por lo endógeno, toda la historia de la física es un tema de asombro. Todo el mundo admite que el objetivo de esta disciplina es el conocimiento del mundo exterior o material, por lo tanto con una lectura y una determinación tan precisas como sea posible de los hechos de la experiencia. Se trata, pues, en el sentido más específico del término, de lo que denominábamos hace un momento la conquista del objeto, prolongando en un sentido la tendencia de toda la vida orgánica a una conquista del entorno. Ahora bien, ya Arquímedes, uno de los pocos griegos que se dedicó a hacer experiencias, presentaba su estática en forma de tratado axiomático. Ciertamente se puede ver en este caso la simple imitación de los hábitos de los geómetras, que tenían la obli-

gación, en cuanto matemáticos, de proceder de ese modo, y que, además, creían describir figuras y seres que existían fuera de nosotros. Pero en los físicos contemporáneos, que saben por el contrario que una formalización no exige ninguna obligación intuitiva y que un conjunto de axiomas puede ser escogido libremente con tal de que posea las condiciones necesarias y suficientes de una demostración, encontramos el mismo interés por la axiomatización: examinando un «modelo», que se supone condensa la teoría de un conjunto cualquiera de fenómenos cuyos detalles no se conocen más que gracias a un número considerable de finas experiencias (que atañen por ejemplo a la temperatura y al calor), no sólo encontramos, con sorpresa, definiciones, axiomas, deducciones en forma de teoremas, como si el físico se esforzara, con sentimiento de culpabilidad, en esconder lo que se debe a la experimentación y en hacer creer con una cierta hipocresía que todo lo ha deducido. Por supuesto, ante todo tenemos aquí la prueba de que, contradiciendo las nunca observadas prescripciones del positivismo, la física no se limita a «describir» o a «prever», y también trata constantemente de comprender y de explicar. Pero ¿por qué entonces la explicación de los objetos y de sus leyes equivaldría a su sustitución por entes de razón y por qué razonar sobre ellos como si se tratara de matemáticas puras? Dicho de otro modo, ¿por qué, cuando se trata de conocimientos en los que todos reconocen una fuente exógena, se los trata como si fueran puramente endógenos?

III B

La situación se aclara cuando se compara, al modo de Lichnerowicz, la física teórica con lo que él denomina «física matemática», en la cual es uno de los mejores especialistas actuales. La física teórica considera los principios y las leyes verificados por la experiencia y se propone justificarlos deductivamente, precisamente mediante «modelos» como los que se acaba de recordar. Por el contrario, la física matemática es, para Lichnerowicz, una rama de las mismas matemáticas y, como éstas siempre han hecho cuando la física les planteaba un problema (de teoría de funciones o de geometría, etc.), trata entonces no de deducir una verdad dada, sino de reconstruirla en su totalidad o, dicho de un modo más preciso, de reconstituir, mediante una construcción exclusivamente matemática, el conjunto de los posibles, de los que aparecerá como una de las consecuencias necesarias a título de caso particular.

En una situación de esta clase, se comprende entonces la sustitución de lo exógeno por lo endógeno, y las analogías que presenta con los procesos de fenocopia. En primer lugar, y esto es lo esencial, este recurso a la reconstrucción endógena permite introducir una necesidad lógica, y por tanto intrínseca, en el seno de un sistema de relaciones que sólo era localmente coherente. Ahora bien, existe desde el comienzo una analogía con la fenocopia, cuando los caracteres (denominados *x'*, *y'*, etc., en el cap. 5) ya no son simplemente los productos de interacciones entre el entorno y los mecanismos sin-

téticos, y son reemplazados por sus equivalentes, sino que se deben de ahora en adelante sólo a las síntesis en la medida en que están dirigidas por la programación génica: así pues, en este caso hay un paso de la contingencia (entorno × epigénesis) a una determinación interna de carácter más necesario, como se puede afirmar del paso del conocimiento exógeno a una reconstrucción que lo «copia» en un cierto sentido. Pero, en segundo lugar, esta «copia» (que en ninguno de los dos casos es por lo tanto tal, sino más bien una reconstrucción) se debe a una misma transposición en lo que atañe a las funciones sucesivas del entorno u objeto exteriores: en el caso de la fenocopia, los caracteres *x*, *y*, *z* del entorno desempeñan en el nivel del fenotipo una función causal directa imponiendo a la epigénesis las modificaciones *x*, etcétera; pero en el momento de la formación del genotipo correspondiente, los caracteres externos *x*, *y*, *z* ya sólo constituyen un marco, junto con las propiedades modificadas del entorno interior, y este marco no desempeña, en relación con esta formación, más que una función selectiva que elimina las mutaciones que no son adecuadas y retiene las demás. Ahora bien, en el caso de la construcción propia de la física matemática encontramos algo análogo: por más que el matemático construya su teoría libremente, sabe que tiene como objetivo la reconstitución deductiva de leyes o principios que por otra parte están impuestos de modo experimental, y si opta por ocuparse de ellos, es por problemas que se le han planteado, y por lo tanto por una selección de intereses que deter-

mina un marco a sus investigaciones, pero sin una acción causal sobre el mecanismo de sus deducciones. En tercer lugar, si la teleonomía general de este recurso a lo endógeno es la búsqueda de la necesidad, las razones causales que determinan el detalle de las construcciones deben investigarse, tanto en el plano cognoscitivo como en el de la fenocopia biológica, en los desequilibrios locales que subsisten antes de la solución final: es así como las deltas de Dirac han dado lugar, en el terreno de la física, a una elaboración matemática que aún no era satisfactoria antes de que el matemático Schwartz extrajera de ella su elegante teoría de las distribuciones.

IV

Pero si a pesar de estas tres clases de analogías generales, se encuentra artificial esta comparación de las fenocopias, en cuanto reemplazo de las construcciones fenotípicas por las construcciones más sólidas que dependen de los genotipos, con las sustituciones cognoscitivas por construcciones endógenas de las constataciones exógenas, sin duda alguna la correspondencia tendrá una apariencia más convincente si recordamos ahora que, en todas las etapas de la historia de la física y en todos los niveles de la psicogénesis, la causalidad, en sus formas más generales, consiste siempre en atribuir a los objetos modalidades de acción sobre el modelo de nuestras propias operaciones o de nuestras propias estructuras lógico-matemá-

ticas. De este modo es como desde comienzos de este siglo parecen explicarse un número impresionante de fenómenos, desde la microfísica hasta la relatividad general, pasando por la teoría de los cristales, etc., en la medida en que se les confiere una estructura matemática de «grupo», no porque ésta sea considerada por el físico como un lenguaje cómodo que permita describir mejor los hechos, sino en la medida en que expresa las transformaciones reales que se deben a la acción de objetos concebidos como operadores. En otras ocasiones, son las estructuras de orden, o las acciones probabilísticas, etcétera, las que se atribuyen a los objetos, pero el principio general de la explicación causal sigue siendo que los sistemas constituidos por los hechos observables y las leyes, registrados de una forma exógena, son sustituidos por sistemas inferenciales, cuya estructura es la de operaciones del sujeto, y cuya elaboración es así, pues, endógena: su atribución a los objetos significa por lo tanto que las relaciones legales simplemente constatadas hasta ese momento pueden en esta segunda fase deducirse a título de composiciones necesarias de la estructura operatoria invocada. En consecuencia, hay aquí de nuevo, y en una escala muy amplia, un reemplazo progresivo de los conocimientos exógenos por la construcción endógena (y cuando el reemplazo no es completo puede llegar a serlo, como sucede en cada progreso de la física matemática).

Ahora bien, hasta en los niveles elementales de la psicogénesis encontramos esta constitución de la causalidad mediante atribución a los

objetos de las operaciones del sujeto. Es así como en los problemas de transmisión del movimiento a través de intermediarios inmóviles, los sujetos de 7-8 años inventan una solución que apenas se encuentra antes de esa edad: se trata de que un «impulso» comunicado por el móvil activo ha «atravesado» al intermediario para alcanzar y propulsar por el otro lado al móvil pasivo. Ahora bien, esta explicación causal que viene a reemplazar (en sentido propio) a la interpretación fundada únicamente en la lectura de los hechos (simples sucesiones de movimientos a distancia, etc.) aparece en este nivel porque es en él donde se construye la transitividad ($A \rightarrow B$, $B \rightarrow C$, luego $A \rightarrow C$), que no se comprende hasta ese momento: en este caso la transitividad se «atribuye» a los tres objetos, el segundo de los cuales, que sirve de intermediario, es, en este ejemplo, «atravesado por el impulso», y se convierte por lo tanto en un operador de transmisión.

Igualmente se observan múltiples atribuciones de otras operaciones: operaciones aditivas, caso en que está incluida la conservación de la suma de los granos invisibles de un trozo de azúcar disuelto; distributividad, en el caso del reparto homogéneo de los segmentos de un hilo elástico; reciprocidades coordinadas con las inversiones en el caso de los fenómenos de acción A y de reacción R, que se comprenden hacia los 11-12 años solamente, por el carácter tardío de esta coordinación ($\pm A \leftrightarrow \pm R$, donde $+$ y $-$ son inversiones y $\leftrightarrow$ el símbolo de una reciprocidad operatoria), etc.

El lógico L. Apostel, en unas interesantes observaciones sobre la noción de explicación o la explicación causal en general[1], sostiene que, se diga lo que se diga, sigue habiendo una parte de verdad en la interpretación positiva de acuerdo con la cual la explicación se reduce a una descripción: en efecto, en determinados aspectos, afirma Apostel, un modelo explicativo sólo es una especie de «copia» (p. 207), y cuando se consigue encontrar parecidos entre un hecho nuevo y fenómenos ya conocidos, este parecido por sí solo da ya una impresión de comprensión. Pero Apostel precisa que no se capta su razón, ya que una mayor generalidad no constituye un progreso en la inteligibilidad, y concluye con pesimismo que la razón de la inteligibilidad quizás no nos es inteligible. Ahora bien, antes de estas resoluciones un poco derrotistas, Apostel discute nuestra sugerencia de considerar la explicación causal como el resultado de la atribución de nuestras operaciones a los objetos. Pero no ve en ello una solución suficiente del problema, porque, como nos objeta ingeniosamente, decir que las acciones o interacciones de los objetos son asimilables a nuestras operaciones es buscar de nuevo parecidos (o una «copia») entre los hechos que hay que explicar y los que nos son familiares o accesibles a nuestras reconstrucciones: ahora bien, no se ve por qué un parecido entre los objetos y ciertas caracte-

[1] En *L'explication dans les sciences*, Nouvelle Bibliothèque Scientifique, París, Flammarion, 1973, cap. 12, páginas 207-14.

rísticas del sujeto sería más explicativo que un parecido entre dos categorías de objetos.

Estas penetrantes observaciones nos permiten precisar al tiempo en qué medida la asimilación a un modelo operatorio es más explicativa que cualquier parecido entre dos conjuntos de fenómenos, y en qué medida es explicativa esta «copia» por las operaciones, precisamente porque es más una «copia» e introduce un reemplazo o implica una reconstrucción, como sucede, en el plano biológico, con toda fenocopia.

En efecto, antes de la explicación causal, el fenómeno que hay que explicar sólo consiste en un conjunto de hechos y de relaciones o leyes, simplemente constatados y en ciertos casos generalizados, pero por generalizaciones de naturaleza extensional y no productora de estructuras. En otros términos, no se trata, en el caso de estas inducciones (paso de «algunas» constataciones al «todo» anticipado pero aún no demostrado), más que de conocimientos exógenos o que tienen su origen en ellos. Comparar en una situación así este sistema de observables a otro conjunto de observables de la misma condición naturalmente no es explicar nada. Por el contrario, asimilar estos mismos hechos a una estructura operatoria que, en este segundo caso, les es atribuida, es explicarlos en la medida en que las operaciones en cuestión mantienen entre sí relaciones de necesidad y, en particular, cuando el sujeto puede hacer que intervenga (por lo menos implícitamente) una estructura, como por ejemplo un grupo de transformaciones (cf. el grupo de cuaternalidad que explica las relaciones de acción y de reacción). Una estruc-

tura de esta clase conlleva sus leyes de composición y su clausura, y es entonces explicativa, en la medida en que combina de forma necesaria producciones y conservaciones, lo que es propio tanto de la causalidad como de las construcciones operatorias. Por nuestra parte, nos negamos, pues, a considerar la inteligibilidad como algo incomprensible, porque si bien es evidente que no puede ser absoluta y sólo conoce el más o el menos, toda estructuración adecuada conlleva un progreso en la inteligibilidad porque opone a los conocimientos simplemente exógenos, y por lo tanto empíricos, una construcción endógena, y por lo tanto necesaria en cuanto lógico-matemática, y porque el universo lógico-matemático engendrado por las actividades del sujeto se encuentra abierto al mundo de los posibles y a las diferentes formas de infinitos, cosa en la que supera la naturaleza de los objetos físicos por lo menos en dos fronteras capitales.

Dicho esto, este carácter explicativo propio de los modelos operatorios ilustra entonces de la manera más evidente la analogía entre el reemplazo de lo exógeno por lo endógeno, en lo cual consiste esta supuesta «copia» de lo real que hay que explicar mediante el modelo interpretativo, y los reemplazos del fenotipo por un genotipo que reconstruya caracteres parecidos, en todo proceso biológico de fenocopia. En efecto, por una parte los conocimientos exógenos de salida son comparables, como ya se ha visto, a reacciones fenotípicas, en la medida en que son impuestos desde el exterior, mientras que la reconstrucción endógena final introduce un

factor de necesidad que corresponde, pero superándola [2], a la mayor solidez que caracteriza a las variaciones genotípicas en la medida en que entrañan una transmisión hereditaria. Pero sobre todo, por otra parte, hay en los dos casos reemplazo y reconstrucción, ya que por mucho que los hechos y las leyes, constatados o registrados, durante la fase exógena final sean integrados en una forma que parezca inalterable en el modelo explicativo endógeno y final, esto no equivale en absoluto a que sean constatados o deducidos. Por ejemplo, hace años que hemos observado con B. Inhelder que, en los problemas de conservación, como el de la invariancia de la cantidad de materia y del peso, cuando se transforma una bola de pasta para modelar en un rollo, los mismos hechos o leyes se modifican profundamente de acuerdo con que sean simplemente descritos o que lleguen a ser deducidos. Por otra parte, en el primer caso, comienzan por no ser anticipados (previsiones de no conservación); después pueden ser previstos por las pequeñas transformaciones o constatados mediante mediciones en la balanza, pero en la medida en que no hay comprensión de sus razones, sólo presentan caracteres de simple probabilidad, de contingencia y de no generalidad. Cuando hay deducción operatoria, por el contrario, en virtud de tres argumentos que volvemos a encontrar constantemente («no se

[2] Porque la necesidad propia del *a priori* supera con mucho el carácter innato, tanto más cuanto que para nosotros la necesidad o el *a priori* caracterizan el término o la clausura final de una estructura y no sus condiciones previas.

ha quitado ni añadido nada», «se puede volver a hacer la misma bola con el rollo», y «lo que se ha ganado en longitud se ha perdido en espesor o anchura», siendo por otra parte construida esta compensación antes de cualquier medidición o verificación), el sujeto encuentra tan necesaria y evidente la conservación que a veces resulta verdaderamente extrañado de que se le planteen cuestiones tan fáciles e «infantiles», cuando hubiera respondido lo contrario un año antes. Los datos psicogenéticos de esta clase nos parece que muestran mejor que cualquier otro ejemplo la oposición esencial y a menudo rápida que se establece entre la fase exógena y la reconstitución endógena de los mismos conocimientos.

7. LAS RELACIONES ENTRE LAS FUENTES EXOGENAS Y ENDOGENAS EN EL DESARROLLO DE LOS CONOCIMIENTOS

Si es válido lo que antecede, la elaboración de cada explicación causal o física parece constituir, pues, un equivalente cognoscitivo de las fenocopias biológicas, con la reserva ciertamente fundamental de que si los procesos exógenos son de la misma naturaleza en los dos casos (acciones del entorno o de los objetos), por el contrario los procesos endógenos tienen su origen en el genoma en la fenocopia biológica pero solamente en las autorregulaciones internas del sujeto en el caso de los equivalentes cognoscitivos de la fenocopia. Ciertamente, estas autorregulaciones tienen un origen esencialmente orgánico, pero sin que los desequilibrios cognoscitivos hayan de ser señalados hasta el nivel del genoma para que den lugar a una reequilibración estable, y por lo tanto sin caracteres de transmisión hereditaria. En este punto conviene examinar lo que son estos mecanismos formadores, en el plano cognoscitivo, y para ello recordar en primer lugar lo que sabemos de los procesos de abstracción que son el origen de los conocimientos exógenos y endógenos.

I A

Todo conocimiento nuevo supone una abstracción, porque, a pesar de la reorganización que entraña, nunca constituye un comienzo absoluto, sino que extrae sus elementos de alguna realidad anterior. Entonces se pueden distinguir dos clases de abstracciones según sus fuentes exógenas o endógenas, y es interesante que tratemos de comparar sus relaciones con las que existen entre un fenotipo y un genotipo.

Antes que nada, existe un tipo de abstracción que denominaremos «empírica» (al ser el término de «simple», empleado en anteriores publicaciones, un eufemismo exagerado, como veremos por lo que sigue) porque extrae su información de los objetos mismos, como en el caso en que un sujeto de cualquier edad, al sopesar un sólido, retiene sólo de los resultados de esta acción el peso del objeto, despreciando su color, sus dimensiones, etc. Pero, además de esta primera forma, que corresponde en general a lo que se denomina «abstracción» cuando no se precisan sus condiciones, existe una segunda, que es fundamental, porque abarca todos los casos de abstracciones lógico-matemáticas: la denominaremos «abstracción reflexiva» porque se extrae no de los objetos, sino de las coordinaciones de acciones (u operaciones), y por lo tanto de las propias actividades del sujeto, que es algo completamente diferente y conlleva una fuente endógena, lo cual nos interesa en este momento. La designamos con este nombre por dos razones complementarias, que se basan las dos en que se trata del sujeto y no ya de objetos.

En primer lugar, es reflexiva en un sentido de proyección física o geométrica, es decir, supone siempre un «proceso de reflexión» en un plano superior de lo que se toma de un plano inferior: por ejemplo, en el nivel de los 2-3 años el proceso de reflexión de una acción en representación, cuando hay interiorización de la primera, o también, en el nivel del pensamiento matemático, la tematización de una operación que se convierte en objeto de pensamiento reflexivo después de haber servido sólo de instrumento de construcción. Pero, en segundo lugar, esta abstracción «reflexiva» entraña además una «reflexión» en el sentido de una reorganización mental, y esto de un modo necesario, por el hecho de que el «proceso de reflexión» aboca a un plano superior en el que se trata ante todo de reconstruir lo que se ha abstraído del plano inferior, a fin de ajustarlo a la estructura de este plano superior: así es como el proceso de reflexión de un conjunto de desplazamientos sucesivos en su representación hace necesaria su reorganización en un conjunto que conlleve la evocación simultánea de las diferentes partes del trayecto que hay que recorrer, etc.

Ahora bien, la evolución de estas dos formas de abstracciones es bastante diferente en el curso del desarrollo. En primer lugar hay que observar que la abstracción empírica no interviene sólo por sí misma en ningún nivel; en efecto, para extraer cualquier información de un objeto, e incluso si no se extrae más que de ese objeto, es indispensable utilizar aparatos de asimilación, que son entonces de naturaleza matemática: una puesta en relación, una

o varias clases (o «esquemas» de acción si se trata del nivel sensorio-motor, pero éstas son ya clases de conceptos prácticos), correspondencias, funciones, identidades, equivalencias o diferencias, etc., en suma todo un conjunto de instrumentos necesarios para la misma «lectura» de la experiencia, independientemente de las restantes interpretaciones que seguirán. Ahora bien, es evidente que estos instrumentos de registro, que hacen posible una abstracción empírica, no son extraídos del objeto, ya que constituyen las condiciones previas de su conocimiento: por lo tanto se deben a actividades del sujeto y, como tales, tienen su origen en abstracciones reflexivas anteriores incluso si, insistamos, la abstracción empírica que hacen posible no extrae después sus productos más que del objeto.

Ahora bien, si esto sucede ya en los niveles psicogenéticos elementales, sucede tanto más cuanto nos acercamos a los niveles científicos superiores. En la física moderna, una experiencia bien hecha supone un mundo de condiciones lógico-matemáticas previas: en el planteamiento del problema, es decir, de la cuestión a la que la naturaleza tiene que responder sí o no, en la construcción de los aparatos, en las mediciones en función de un sistema de unidades, y finalmente en el enunciado del resultado en lenguaje lógico-matemático, independientemente de las interpretaciones y de los modelos que se den luego. De esto se deduce que en realidad el dato, en la medida en que es proporcionado por la experiencia en cuestión, consti-

tuye una propiedad de los objetos que se alcanza, en este sentido, mediante una abstracción empírica. Pero sólo lo es en su contenido, y presenta desde el principio una «forma» lógico-matemática. Lo cual sucedía ya desde un comienzo, excepto que en los niveles primitivos esta forma tiene una gran simplicidad; pero sigue siendo notable que este carácter se acentúe con el progreso de la inteligencia, sin que la misma ciencia alcance nunca el contenido empírico en su estado «puro», lo cual equivaldría a decir «sin forma».

Antes de pasar a la abstracción reflexiva, mostremos en primer lugar en qué medida estas interpretaciones, que en una palabra equivalen a sostener que no hay conocimientos exógenos, sino captados a título de contenidos a través de las formas de origen endógeno, son paralelas a lo que hemos dicho de las variaciones fenotípicas en los capítulos 2 y 5: no hay fenotipo posible si no es en función de un genotipo, y una acción del entorno sólo es aceptable en interacción con las síntesis epigenéticas regidas por el genoma. Si se reemplaza la palabra «entorno» por la de «experiencia (empírica)» y el término de «síntesis» por el de «formas endógenas», la correspondencia es asombrosa, excepto en el punto esencial, sobre el que volveremos, de que los instrumentos de la asimilación cognoscitiva no llegan hasta el genoma y son dirigidos por las regulaciones propias de la epigénesis. Pero más adelante precisaremos en qué consiste esta única oposición en el funcionamiento general de los mecanismos.

I B

En cuanto a la abstracción reflexiva, su gran diferencia con la precedente es que, con su desarrollo, alcanza finalmente un estado «puro», ya que es la única que sostiene y anima el inmenso edificio de las construcciones lógico-matemáticas. Su creciente poder se manifiesta en particular en la elaboración continua de nuevas operaciones que se montan «sobre» las precedentes (como las proporciones en cuanto relaciones de relaciones, etc.), lo cual entraña una ilimitada fecundidad.

Pero, en una reciprocidad parcial con la abstracción empírica, que tiene necesidad de ella para funcionar, la abstracción reflexiva en sus formas elementales sólo es accesible al sujeto encarnada en objetos. Sólo que esta encarnación no significa naturalmente que se vaya a montar sobre caracteres que los objetos posean independientemente del sujeto (como su peso o su tamaño): por el contrario, sólo se trata de caracteres momentáneamente introducidos por el sujeto en estos objetos, como su ordenación en filas o en columnas y la comprobación de que no varían por ello las correspondencias. Hablaremos en ese caso de «abstracciones seudoempíricas», ya que hay lectura de los objetos, pero lectura de propiedades que se deben a las acciones del sujeto (fig. 6), y esta forma inicial de la abstracción reflexiva desempeña una función psicogenética fundamental en todos los aprendizajes lógico-matemáticos, en la medida en que el sujeto tiene necesidad de manipulaciones concretas para comprender ciertas es-

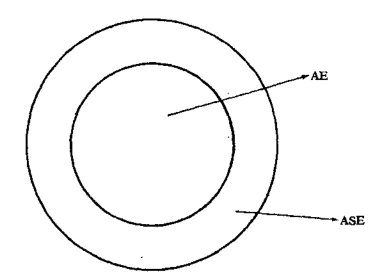


Fig. 6.

Círculo interior: caracteres del objeto.

Anillo: caracteres debidos a la acción del sujeto, que hay que añadir momentáneamente a los del objeto o que sirven de forma permanente de marco asimilador para la lectura de sus propiedades.

AE: abstracción empírica.

ASE: abstracción seudoempírica.

tructuras que si no resultan demasiado «abstractas». Acabamos de ver, por el contrario, que en sus formas superiores la abstracción reflexiva puede liberarse de toda relación con objetos materiales: en ese caso da lugar a lo que denominaremos «abstracciones reflexivas», producto de la actividad reflexiva, y a un «pensamiento reflexivo» como el que anima a toda formalización.

Siendo así podemos comprobar ahora que, si el mecanismo de las abstracciones empíricas recuerda mucho *mutatis mutandis* al de las va-

riaciones fenotípicas, la abstracción reflexiva evoca por su parte la naturaleza de los genotipos, en la medida en que es una construcción endógena. En particular, esto sucede en los niveles elementales de la «abstracción seudoempírica», en que la actividad endógena encarna sus productos en objetos como todo genotipo en sus fenotipos. Pero sigue habiendo dos grandes diferencias entre esta actividad cognoscitiva, origen endógeno de «formas» cada vez más depuradas, y el mecanismo formador de los genotipos. La primera, ya indicada, es que la construcción de estas estructuras superiores, que son las más estables, no requiere, por lo menos en sus detalles, programas debidos al genoma: dicho de otro modo, depende de autorregulaciones cuyo origen es seguramente biológico, pero sin un recurso directo al carácter hereditario. La segunda, que es correlativa con ésta, es que la abstracción reflexiva acaba por funcionar en un estado «puro», mientras que un genotipo puro en cuanto que no encarnado en ningún fenotipo no es más que una abstracción teórica e, incluso en el laboratorio, una cepa denominada «pura» siempre está formada por individuos que dependen en parte del entorno en el cual se ha desarrollado su epigénesis.

II A

Ha llegado, pues, el momento de comparar la epigénesis orgánica y la de las funciones cognoscitivas, de manera que se establezca hasta qué punto las diferencias que se acaban de mostrar

conservan por naturaleza los mismos mecanismos generales de formación, en particular en cuanto a las correspondencias entre las fenocopias orgánicas y las fenocopias cognoscitivas, o si el hecho de tener que limitar el campo de estas últimas modifica más o menos profundamente los procesos de construcción en los ámbitos en que sólo intervienen las abstracciones reflexivas.

Más concretamente, el problema es el siguiente. La fenocopia es un mecanismo que, estrictamente, sólo interviene en las situaciones en que un nuevo entorno exterior exige nuevas adaptaciones y constituye, por lo tanto, en el plano orgánico, el caso más típico de una equilibración entre el organismo y una modificación del entorno: desde nuestra perspectiva, representa incluso el único caso en que se comprende, por poco que sea, el mecanismo causal en cuestión, si se considera sólo como verbal y abstracto, en el sentido de «suprahistórico», el esquema clásico del azar y de la selección *a posteriori*. La fenocopia concebida de este modo, podría o habría podido intervenir en cada situación evolutiva en que es exigida una nueva adaptación por un nuevo entorno, lo que de hecho abarca la totalidad de las transformaciones «normales» (por oposición a las grandes mutaciones perturbadoras y por lo tanto anormales) del mundo de los seres vivos. Por el contrario, en el dominio de la formación y de la evolución de los conocimientos la influencia del entorno, es decir, la adquisición de conocimientos de los objetos, sólo constituye un sector limitado: el del conocimiento físico, o experimental en ge-

neral, y por lo tanto del equilibrio entre el sujeto y los objetos, mientras que el inmenso sector lógico-matemático sólo es asunto de la abstracción reflexiva y del equilibrio de los sistemas o de los subsistemas entre sí. En este caso, es evidente que la fenocopia cognoscitiva, en el sentido en que hemos considerado este término en el capítulo 6, sólo podría referirse al primero de estos dos sectores, y desempeña por lo tanto una función limitada en comparación con la que por derecho propio podría ser la suya en el plano de la evolución biológica. El problema que ahora se trata de abordar es, pues, el de establecer si esta limitación, en apariencia considerable, modifica profundamente la unidad de los procesos generales de construcción orgánica y cognoscitiva, o si es posible encontrar no solamente mecanismos comunes a todos los aspectos de este desarrollo conjunto, sino también procesos análogos a los de fenocopia hasta en el ámbito de las invenciones o progresiones de naturaleza lógica-matemática, y por lo tanto sin acción de los objetos y dependientes sólo de la abstracción reflexiva.

II B

Para realizar esto, comencemos por una comparación de las epigénesis cognoscitivas y orgánicas investigando en qué se convierten en el plano cognoscitivo los tres vectores $\uparrow a$, $\downarrow b$ y $\uparrow c$ que hemos tratado en el capítulo 5 (III, 12) y que, en el plano orgánico, representan: $\uparrow a$, la marcha ascendente de los procesos sintéticos de

la epigénesis; ↓ *b*, la marcha descendente de las modificaciones impuestas por el entorno y de los consiguientes desequilibrios que repercuten cada vez más, a veces hasta el punto de sensibilizar los genes reguladores de la síntesis; y ↑ *c*, las reequilibraciones ascendentes, como respuesta a las perturbaciones ↓ *b*, que se efectúan por ensayos semialeatorios y semiexploratorios con selección sobre todo orgánica. Ahora bien, en el dominio cognoscitivo volvemos a encontrar de una forma parecida el vector ↑ *a* que caracteriza los niveles sucesivos y jerárquicos de las estructuras cognoscitivas: en el punto de origen los montajes innatos (coordinaciones nerviosas y motoras, movimientos espontáneos y reflejos), después los hábitos elementales (condicionamientos y asimilaciones de elementos nuevos a los esquemas reflejos), las diferentes reacciones circulares, la inteligencia sensoriomotriz, más tarde las formas semiotizadas y preoperatorias de la representación, la formación de las funciones constituyentes, las operaciones «concretas» y finalmente las operaciones proposicionales. En este desarrollo hay una constante interacción, excepto en el punto innato de origen, entre los procesos endógenos, que se amplían bajo el efecto constructivo de las abstracciones reflexivas, y los procesos exógenos o utilización de la experiencia. Pero como la abstracción reflexiva acaba por funcionar en un estado puro, puede representarse por una especie de espiral con un ensanchamiento progresivo (véase A en la parte central del cono invertido de la figura 7), mientras que las interacciones con el entorno, gracias a las abstracciones empíricas

y a sus marcos «reflexivos», se representan en E y en E', es decir, en toda la cubierta periférica que rodea la espiral A.

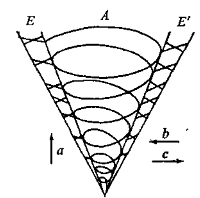


Fig. 7. Corte transversal del cono invertido que simbolizaría la epigénesis de las funciones cognoscitivas.

Por el contrario, los vectores ↓ *b* y ↑ *c* se presentan, en esta epigénesis de las funciones cognoscitivas, de forma un poco diferente a lo que son en la epigénesis orgánica, pero solamente en parte. En efecto, el vector ↓ *b* que expresa las modificaciones *x', y', z'* debidas al entorno, y después los desequilibrios resultantes *x'', y'', z''*, no desciende en las situaciones cognoscitivas desde los estadios superiores de la epigénesis hacia los estadios elementales hasta alcanzar su fuente innata, mientras que en el caso de la epigénesis orgánica ciertos desequilibrios duraderos *x'', y''*, etc., pueden repercutir, descendiendo cada vez más, hasta sensibilizar los genes reguladores de las síntesis. Por el contrario, en la epigénesis cognoscitiva los vectores *b* siguen una dirección media horizontal ← o ligeramente

inclinada hacia abajo o incluso hacia arriba, es decir, que las acciones de los objetos o acontecimientos del entorno actúan sólo sobre los procesos endógenos (espiral A) del mismo nivel, con una posible repercusión sobre los inmediatamente inferiores (de ahí la dirección ↙) o sobre los que se encuentran en construcción (de ahí ↖), pero sin poner en cuestión toda la construcción anterior.

Igualmente las respuestas ↑ *c*, que en el caso orgánico consisten ya en tanteos exploratorios con acciones sobre el entorno, ven reforzados naturalmente estos caracteres en las situaciones cognoscitivas: la exploración conduce en ese caso a una reorganización parcial de la síntesis endógena y la acción sobre el entorno hasta la asimilación completa y el reemplazo de los caracteres exógenos mediante una reconstrucción endógena de la que hemos visto ejemplos a propósito de las fenocopias cognoscitivas en el capítulo 6. Pero la dirección de estos vectores sigue siendo entonces simétrica a la de los vectores $\overset{b}{\leftarrow}$, es decir, con una media horizontal ($\overset{c}{\rightarrow}$).

III A

Esta comparación entre los dos tipos de epigénesis, orgánica y cognoscitiva, muestra así su evidente parentesco, excepto que, en el segundo caso, el poder formador del genoma que en el plano orgánico conduce sólo a las coordinaciones nerviosas innatas (en oposición a las vías adquiridas de «asociación»), se prolonga en el

plano cognoscitivo en un conjunto cada vez más complejo de síntesis endógenas (la espiral de la fig. 7, porque sus círculos se enriquecen mediante un ensanchamiento en espiral), cuyo mecanismo constructivo procede de las abstracciones reflexivas y las generalizaciones productivas que de ellas se desprenden.

Ahora bien, si esto es así, parece que hemos podido comparar de forma válida, en el capítulo 6, con el mecanismo de las fenocopias orgánicas los procesos en los que conocimientos, inicialmente exógenos, acaban por ceder el sitio a reconstrucciones endógenas que los reproducen dando la impresión de simplemente «copiarlos» (véanse las observaciones de Apostel en IV).

Pero, repitámoslo, estas fenocopias cognoscitivas sólo son concebibles y posibles en los casos límites de los dominios del saber subordinados al control de los hechos experimentales, y por lo tanto en los terrenos habitualmente calificados de empíricos, por oposición a lógico-matemáticos, y que dependen por lo tanto de la abstracción del mismo nombre y no de la abstracción reflexiva. Ahora bien, hay una diferencia bastante sistemática con el mundo de la vida orgánica, ya que ninguna transformación evolutiva, ya sea de naturaleza morfogenética, funcional o fisiológica, de escala macroscópica o bioquímica y física, puede producirse y sobre todo estabilizarse sin una concordancia con el entorno, cuyo poder selectivo impone esta esencial limitación. Por lo tanto en principio, o «por derecho», aunque «de hecho» se excluya para siempre la verificación en cuanto al pasado (y

teniendo en cuenta el estado de nuestros conocimientos, ésta sea incluso imposible en cuanto al presente), todo acontecimiento notable en la evolución de los seres organizados habría podido o podría comenzar mediante adaptaciones fenotípicas a título de ensayos, seguidos de consolidaciones o renovaciones mediante fenocopias. Por el contrario, la abstracción reflexiva hace que una buena parte de las construcciones cognoscitivas sea ajena a las comprobaciones o conocimientos exógenos, lo cual, por ese mismo hecho, la deja exenta de cualquier necesidad de fenocopia cognoscitiva en el sentido en que hemos considerado ese término. Además, esta abstracción reflexiva no «reemplaza» a la abstracción empírica, sino que la enmarca desde el comienzo y después la supera infinitamente (en el sentido propio del término), y el universo de los posibles lógico-matemáticos no reemplaza al mundo real, sino que lo sumerge en él para explicarlo mejor, siendo, pues, el primero una fuente pero no una sede de fenocopias.

III B

Por el contrario, hay un cierto interés epistemológico en constatar que si se denomina fenocopia cognoscitiva al reemplazo de un conocimiento exógeno por un conocimiento endógeno que lo reconstruye bajo una forma parecida, encontramos entonces, e incluso de una forma más sistemática y necesaria, un mecanismo análogo (y que por otra parte se podría considerar como «homólogo» en un sentido bio-

lógico que conlleva un determinado parentesco o filiación) cuando un conocimiento endógeno de nivel inferior es reconstruido en un plano superior antes de dar lugar a una reorganización que lo enriquece y en consecuencia lo transforma en grados diferentes. Ahora bien, esta reconstrucción constituye en cierto sentido un reemplazo y, además, con un parecido obligado. Se da por lo tanto aquí un cierto parentesco con la fenocopia, excepto que sólo se trata de conocimientos endógenos, y no de informaciones exógenas comparables a variaciones fenotípicas: designaremos, pues, sus fenocopias aparentes con el nombre de «seudofenocopias», por simetría con las abstracciones «seudoempíricas», y esto con tanta más razón cuanto que precisamente en el nivel de estas abstracciones seudoempíricas este fenómeno se parece mucho a las fenocopias del tipo exógeno → endógeno.

En primer lugar, recordemos las condiciones de funcionamiento de la abstracción reflexiva. Se inicia con el «proceso de reflexión» de una coordinación endógena de cualquier nivel para hacerla pasar al siguiente nivel: por ejemplo en el caso en que un esquema de rotaciones sensorio-motoras, procediendo de un modo progresivo para dar la vuelta a un cubo, sea promovido al rango de representación que permite imaginar el reverso de ese objeto a la vista de su cara habitual. Pero, como ya se ha dicho, este «proceso de reflexión» exige en primer lugar una reconstrucción, porque una cosa es coordinar movimientos sucesivos orientando cada uno de ellos en función de índices perceptivos igualmente sucesivos, y otra cosa es coordinar las

representaciones de estos movimientos en un todo simultáneo sin tener que ejecutarlos. De ahí se deduce que una misma acción compleja no es en realidad la misma según que se desarrolle en el nivel precedente o en el inmediatamente superior, aunque esta representación parezca ser sólo una «copia» fiel del esquema sensorio-motor. Si bien, en un caso así, la acción inicial y la representación final son ambas endógenas en la medida en que dependen de la geometría del sujeto (incluso si su funcionamiento se ve facilitado por la del objeto), se puede advertir, pues, en esta reflexión con reconstrucción una analogía bastante estrecha con la fenocopia del tipo exógeno → endógeno: hay, pues, «seudofenocopia».

Pero esta reconstrucción reflexiva no se detiene ahí y conduce a una peregrinación más amplia del subgrupo de las rotaciones en el sentido de que, en el plano de la representación, el sujeto va a hacerse capaz de coordinar varias rotaciones hasta el punto de prever el orden de sucesiones y las posiciones respectivas de las seis caras del cubo según se le dé vueltas en un sentido o en otro. Sólo que, al revelarse las composiciones de este subgrupo como difíciles de dominar desde un principio de forma deductiva, se constata que los sujetos jóvenes tienen aún más necesidad, y por bastante tiempo, de apoyar su deducción en manipulaciones parciales: en este caso el sujeto procede a una lectura, en el mismo objeto, del resultado de sus coordinaciones endógenas, y se produce por lo tanto lo que denominamos más arriba abstracciones «seudoempíricas». Pero como, en este caso, esta

lectura va seguida posteriormente de una emancipación respecto a las comprobaciones seudoempíricas, y de un desarrollo de la deducción interiorizada sin apoyos exteriores, volvemos a encontrar, entre esta última fase y la de las coordinaciones seudoempíricas, una nueva relación de reemplazo con reconstrucción, es decir un nuevo caso de «seudofenocopia».

Ahora bien, este proceso parece ser muy general en el terreno lógico-matemático. Todo el estadio de las operaciones «concretas», de los 7-8 a los 11-12 años, antes de que las operaciones proposicionales y su combinatoria permitan la constitución de un inicio de pensamiento hipotético-deductivo, se caracteriza por pasos de esta clase de la abstracción seudoempírica a la deducción operatoria con liberación progresiva respecto a las manipulaciones actuales.

Pero incluso en el mismo seno del pensamiento científico, y en las construcciones a base de pura abstracción reflexiva del matemático, se encuentran mecanismos análogos. En efecto, comparando un período en que tal estructura se utiliza implícitamente en sus principales composiciones operatorias con el período siguiente en que la estructura se desgaja y da lugar a una teoría, se comprueba que se produce entonces la siguiente transformación psicológica: las operaciones que, durante el período anterior, servían esencialmente de instrumentos de cálculo o de deducción, se convierten en el siguiente período en objetos diferenciados de pensamiento y esta «tematización», con toma de conciencia explícita y «abstracción reflexiva» o pensamiento reflexivo y retrospectivo, permite enton-

ces la construcción de una nueva teoría. Ahora bien, es evidente desde un principio que entre la operación como simple instrumento y la misma operación como objeto tematizado de pensamiento reflexivo, volvemos a encontrar esa relación de reemplazo con reconstrucción, aunque entre coordinaciones puramente endógenas, que caracteriza a las «seudofenocopias»; intervienen éstas, pues, en espera de que la «reflexión» reorganizadora amplíe más o menos considerablemente la nueva teoría, cuya condición inicial era el proceso de reflexión, con los aspectos de fenocopia que encierra.

En resumen, lo que anteriormente denominábamos «fenocopias cognoscitivas», en cuanto reemplazo, con una reconstrucción conforme, de un conocimiento exógeno por una reconstrucción endógena (en analogía con lo que sucede en el plano orgánico cuando una variación fenotípica cede su puesto a una producción genotípica de forma semejante), parece entrañar, de este modo, un mecanismo bastante general. Ciertamente, en su forma estricta, es decir, en cuanto relación de sucesión entre formaciones exógenas y endógenas, un mecanismo de esta clase sólo puede estar limitado a los casos en que el conocimiento inicial emana de la experiencia, y por lo tanto de una acción de los objetos o del entorno físico sobre las coordinaciones del sujeto: ahora bien, como existe un vasto ámbito de construcciones cognoscitivas puramente endógenas, representado por las operaciones lógico-matemáticas debidas a la sola abstracción reflexiva, esta limitación del campo de las fenocopias cognoscitivas es efectivamente

importante. Pero el interés de su mecanismo no es menor, ya que aparece como un caso particular de un modo de construcción mucho más amplio, unido a todo proceso de «reflexión» y de reconstitución reflexiva. Si subsiste, en cuanto a esta considerable ampliación, una notable diferencia entre los procesos cognoscitivos y orgánicos, es naturalmente porque, en el plano orgánico, ninguna «forma» es nunca disociable de su contenido, mientras que la función propia de los mecanismos cognoscitivos es por el contrario construir «formas», luego «formas de formas», etc., cada vez más abstractas y liberadas o separables de cualquier contenido.

8. LOS PROBLEMAS DE EQUILIBRIO

Se nos perdonará que al término de este ensayo volvamos sobre las comparaciones generales entre los procesos orgánicos y cognoscitivos a los que hemos consagrado una obra anterior. *Biología y conocimiento*. Pero el examen de las fenocopias y de los procesos análogos aún más generales que acabamos de tratar sugiere ciertas nuevas aproximaciones entre estos dos dominios, biológico y epistemológico, entre los que creemos que existen tantas relaciones a causa de sus mecanismos comunes de equilibración por autorregulaciones.

I A

En efecto, si es válida nuestra interpretación, hay que buscar la explicación de la fenocopia en los desequilibrios o en la inestabilidad del equilibrio resultante de una variación fenotípica, que entraña una oposión o una especie de conflicto entre las exigencias de un entorno inhabitual o modificado y las de las síntesis epigenéticas regidas por una programación hereditaria: estos desequilibrios que, en algunos ca-

sos, terminarían por sensibilizar a los genes reguladores de las síntesis, provocarían entonces una reequilibración, en forma de mutaciones orientadas en la zona desequilibrada que, canalizadas por las selecciones debidas al marco exterior y sobre todo al entorno interno, acabarían por adquirir formas parecidas a la de las adaptaciones fenotípicas. Todo este proceso estaría, pues, dirigido por un mecanismo general de desequilibrios y de reequilibraciones, que volveremos a encontrar en acción en la fenocopia cognoscitiva: igualmente en este caso un conocimiento exógeno, por su carencia de necesidad interna y el grado desconocido de su generalidad, mantiene un desequilibrio latente, sobre todo si no se han descubierto los observables en cuestión o sólo han sido analizados con dificultad a causa de su carácter imprevisto; tras lo cual este desequilibrio arrastra una reequilibración por reconstrucción endógena, en la medida en que las comprobaciones empíricas han podido ser asimiladas, sensibilizándolo, a un juego deductivo de operaciones que se atribuyen entonces a los objetos cuyas acciones no se comprendían.

En primer lugar observamos que estos desequilibrios y reequilibraciones propios de las fenocopias orgánicas o cognoscitivas pertenecen en los dos casos a la primera de las tres categorías que nos vemos llevados a distinguir en los procesos generales de equilibración, pero esta primera se une rápida y necesariamente a las otras dos. Como en todas las ocasiones en que se trata de un sistema a la vez cíclico y semiabierto (véase en el capítulo 1 el esquema

A × A' → B ... Z × Z' → A), estas tres variedades son: el equilibrio entre los elementos internos del sistema (A, B ... Z) y los elementos exteriores (A', B' ... Z'), el equilibrio entre los subsistemas del mismo nivel o vecinos, y el equilibrio entre estos subsistemas y el sistema total, y por lo tanto entre la diferenciación y la integración. Ahora bien, es chocante constatar en qué medida los problemas que así se plantean se vuelven a encontrar en sus detalles, en una correspondencia casi de término a término, en lo que respecta a las mismas cuestiones (pero con diferencias progresivas en sus soluciones), cuando se comparan los problemas epistemológicos con los biológicos.

Recordemos primero brevemente lo que hemos dicho en otra parte sobre la cuestión, en el terreno cognoscitivo, para tratar luego de traducir al lenguaje biológico los diferentes elementos de ese análisis. Hay que situar el punto de partida de los procesos biológicos naturalmente en las primeras acciones sensorio-motoras del sujeto, cuando trata de reproducirlas o generalizarlas y cuando aplica su esquema a múltiples objetos, lo cual sucederá más tarde con los esquemas representativos o conceptos, luego con las funciones y finalmente con los esquemas operatorios. Ahora bien, en todos estos casos en que hay interacciones entre las propiedades de los objetos, impuestas por la experiencia, y las actividades endógenas del sujeto, la equilibración de estos intercambios suscita por lo menos cinco cuestiones cuyo equivalente volvemos a encontrar en el plano orgánico.

I B

La primera es la del equilibrio necesario entre la asimilación de los objetos al esquema de acciones u operaciones, cualquiera que sea su nivel, y la acomodación de ese esquema a los objetos, pudiendo ser esta acomodación momentánea o duradera y pudiendo modificar de forma más o menos profunda el esquema, o por el contrario conservar sus propiedades completándolas. Por otra parte, esta acomodación puede ser más o menos rápida y directa o proceder sólo por tanteos más o menos largos con selección y regulación de los ensayos. Todo lo cual es paralelo, pues, a las situaciones biológicas, ya que la asimilación cognoscitiva es también una integración y ya que a la acomodación cognoscitiva corresponden entonces las adaptaciones fenotípicas inestables, o las adaptaciones hereditarias estables. Pero, sin embargo, subsiste una importante diferencia: al ser lo propio de los mecanismos cognoscitivos el disociar los contenidos y las formas, éstas, una vez extraídas con sus caracteres de estructuras operatorias, ya no pueden ser refutadas por los objetos a los cuales se aplican, pudiendo ser modificada esta acomodación en cierto sentido permanente, tan sólo diferenciándola y completándola. Una oposición de esta clase sería grave para nuestros intentos de puesta en correspondencia si las etapas elementales del comportamiento y de la representación no proveyesen todas las transiciones entre los estados extremos, y si la sucesión de las abstracciones reflexivas no mostrara el origen esencialmente endó-

geno, y por lo tanto inicialmente orgánico, de las estructuras lógico-matemáticas: el equilibrio entre el sujeto y los objetos, que es finalmente el de las matemáticas y lo real, aparece entonces ya no como de una naturaleza distinta al equilibrio entre el organismo y su entorno, sino al contrario, como la realización última de una armonía buscada en todos los niveles. Esta es contrarrestada sin cesar por el entorno, en la medida en que éste continúa siendo limitado y plantea continuamente problemas nuevos e imprevistos, pero se hace realizable cuando el pensamiento amplía indefinidamente este entorno hasta abarcar en él al universo de los posibles.

De ahí surge el segundo problema: el de la «norma de reacciones» que expresa las variaciones limitadas pero posibles de un genotipo frente a los diferentes valores de una variable del entorno (por lo tanto su flexibilidad y su riqueza en la producción de fenotipos), a la cual corresponde la «norma de acomodaciones» realizables por un esquema cognoscitivo de asimilación. Ahora bien, una vez más es estrecho el paralelismo en este punto entre estas dos nociones, cuando se trata de fases elementales del conocimiento. Por el contrario, más tarde, la norma de acomodaciones de un esquema ya no está solamente en función de su propia flexibilidad, sino del número de interacciones y de coordinaciones que ha podido constituir con otros esquemas. De nuevo en este caso se inicia una oposición entre lo cognoscitivo y lo orgánico, porque los diferentes genotipos de una especie no son coordinables entre sí, sino con ocasión de recombinaciones genéticas, y no cons-

tituyen, como los diferentes esquemas de un sistema organizado por asimilaciones recíprocas, una totalidad cuyos elementos pueden funcionar simultánea o alternativamente, lo cual da origen a la diferencia creciente entre las «normas de reacciones» orgánicas y las «normas de acomodaciones» cognoscitivas.

I C

Una tercera cuestión es la que plantea un cambio de entorno, lo cual desde el punto de vista cognoscitivo corresponde a la situación en que un mismo esquema o un mismo sistema de esquemas se enfrenta con nuevos objetos o una nueva situación experimental. En este caso, volvemos a encontrar una vez más profundas analogías, pero igualmente ciertas diferencias debidas al hecho de que las reacciones orgánicas son esencialmente sucesivas (aunque estén en función de su historia anterior), mientras que el conocimiento puede abarcar un campo de comparaciones simultáneas cada vez más amplio gracias a la memoria y al hecho de que las nuevas estructuras se coordinan con las que son de formación anterior, pero que siguen estando presentes, ya que, en pocas palabras, el conocimiento conduce a una conservación general de esquemas. De aquí se deduce que en el plano orgánico las posibilidades se reducen (excepto en el caso de mutaciones puramente fortuitas con selección *a posteriori*, lo cual es, en el mejor de los casos, la solución menos probable) a una ausencia de supervivencia por falta de adapta-

ción, a adaptaciones fenotípicas sin reemplazos genotípicos o a fenocopias. En el plano de los conocimientos hemos visto los análogos, en forma de acomodaciones simples e inestables, a fenocopias cognoscitivas o seudofenocopias, pero hay que añadir una eventualidad, que se realiza frecuentemente: antes de la reconstrucción operatoria que sucede a las acomodaciones provisionales, e incluso antes de la producción de éstas, la nueva situación experimental no da aún lugar en ciertos casos a ninguna construcción, mientras que el sujeto las ha proporcionado anteriormente para situaciones objetivamente análogas, pero cuya posible generalización no ve: hay entonces un «desfase temporal», en el sentido de que estructuras ya accesibles (por ejemplo, la conservación de la cantidad de materia cuando un objeto cambia de forma) no se aplica todavía a un nuevo contenido (por ejemplo la conservación del peso). Estos desfases, tan frecuentes en el curso del desarrollo, son, pues, relativos a las relaciones entre las formas y los contenidos, y, al constituir un testimonio de la dificultad de disociar y de generalizar las primeras, pertenecen por lo tanto a un proceso general que supera el nivel orgánico, en el que formas y contenidos siguen estando estrechamente unidos, excepto sin duda alguna en el plano del sistema nervioso, pero que es ya solidario del comportamiento.

En cuarto lugar, lo que hemos denominado «fenocopia cognoscitiva» es un proceso que asegura el paso entre las simples comprobaciones (o incluso los éxitos prácticos) y la reconstruc-

ción operatoria que asegura la comprensión. En el plano de la fenomenología biológica corresponde a esta dualidad la oposición entre la adaptación fenotípica inestable y la reconstrucción genotípica equilibrada. Pero la existencia y la abundancia de las seudofenocopias, relativas a la construcción endógena y de formas sucesivas sin intervención de las propiedades del objeto, ni por lo tanto de los contenidos empíricos, muestra una vez más lo que aporta de nuevo la liberación de las formas, en el nivel de los conocimientos.

Finalmente, una quinta cuestión que plantea el equilibrio elemental (primero de los tres tipos generales de equilibrio) entre el sujeto y los objetos, y por lo tanto entre los elementos endógenos y exógenos de un sistema cognoscitivo, es el problema fundamental de las afirmaciones y de las negaciones. Todo equilibrio cognoscitivo (y esto sucederá igualmente con el equilibrio entre los subsistemas así como entre la diferenciación de éstos y la integración en una totalidad que comporta sus propias leyes) conlleva efectivamente tantas negaciones como caracteres positivos: un objeto se opone a los que son diferentes de él, una acción a las que presentan otras características, la marcha hacia un objetivo implica el alejamiento en relación con el punto de partida, la adición de elementos en un punto implica su sustracción en otro, etc. Ahora bien, una de las razones de los desequilibrios sistemáticos que se observan en los estadios iniciales del desarrollo de los conocimientos es que el sujeto comienza en todos los do-

minios por centrarse en los caracteres positivos descuidando los negativos: por ejemplo, juzgará la longitud de dos trayectos por sus puntos de llegada olvidando los de salida (lo que excluye entonces la comparación de los intervalos y reduce la evaluación a un carácter solamente ordinal o semiordinal); o será incapaz de comprender una conservación al centrarse en lo que se añade según una dimensión sin ver que esta adición (por ejemplo en longitud) equivale a la sustracción de las mismas cantidades en otro punto (por ejemplo, en anchura). Tras lo cual, el sujeto descubre un determinado número de aspectos negativos que se le habían escapado, pero sólo en un nivel operatorio posterior, a los 7-8 años, llega a hacer corresponder de forma algo matemática las afirmaciones con las negaciones necesarias para la coherencia lógica.

Ahora bien, encontramos ya en las reacciones orgánicas equivalentes de la negación cognoscitiva, y se pueden distinguir etapas que corresponden más o menos a las que se observan en el plano del comportamiento y de la representación. En efecto, la forma cognoscitiva más elemental es la negación impuesta desde fuera, que el sujeto se ve por lo tanto obligado a aceptar: el fracaso de un ensayo o el hecho que contradice una previsión son ejemplos precoces, porque en estos casos el sujeto no tiene que construir la operación negativa, ya que la sufre más o menos conscientemente. El equivalente biológico de esta negación exógena es el rechazo opuesto por el entorno a una variación (lo cual sucede desde el momento de las adaptaciones fenotípicas, si presentan alguna variedad antes

Un caso bien conocido es el de los posibles conflictos, observados de formas múltiples, hasta los 7-8 años aproximadamente, entre las propiedades espaciales y numéricas, por ejemplo, de objetos cuyos elementos desiguales se pueden alinear, y dar de este modo longitudes, o cifrar, y desembocar en sumas numéricas: por más que el sujeto opere correctamente con cada uno de estos dos puntos de vista, olvida la desigualdad de las unidades cuando las cuenta, y, partiendo de la idea, que sería correcta en caso de igualdad, de que a un mismo número debe corresponder una misma longitud, se ve envuelto en toda clase de contradicciones. A niveles más elevados observaremos las dificultades de coordinar dos sistemas de referencia, etcétera.

Ahora bien, de igual modo que el equilibrio entre un esquema (o un conjunto de esquemas que forman un subsistema) y los objetos supone la armonización de las asimilaciones y de las acomodaciones (siendo éstas impuestas entonces por las propiedades de los objetos), la equilibración de dos o más subsistemas se basa en un juego de asimilaciones y acomodaciones recíprocas. La asimilación recíproca de los subsistemas equivale entonces no a identificarlos, naturalmente, sino a extraer sus mecanismos comunes o sus correspondencias, mientras que la acomodación recíproca lleva a reconocer sus diferencias, y por lo tanto a construir un juego de negaciones parciales correlativas o complementarias de los caracteres positivos.

Hay que añadir que, cuando uno de los subsistemas es de un nivel superior a otro en una jerarquía en el seno de la cual uno se super-

pone directamente al otro, sus relaciones no consisten ni en reducir el superior al inferior, ya que aquél ha engendrado nuevos caracteres, ni en efectuar la reducción inversa, si el inferior conserva su existencia con sus caracteres propios aunque limitados. En tales casos la relación es por lo tanto de nuevo de asimilación y acomodación recíprocas, sin que haya necesidad de prever una categoría especial de equilibrio a este respecto, excepto naturalmente si la integración del inferior en el superior es completa, a título de parte diferenciada de una nueva totalidad, en cuyo caso se tratará de la tercera de las formas generales que hay que distinguir.

Por otra parte, esta tercera forma plantea problemas interesantes desde el punto de vista cognoscitivo, que aún hay que indicar antes de pasar a los paralelismos orgánicos. Se la puede describir en términos de equilibrio entre la diferenciación y la integración, y por lo tanto entre un subsistema y, no el conjunto de los demás, sino la totalidad de la que forma parte. Ahora bien, es posible preguntarse (y es una cuestión cuyo significado biológico, tanto como epistemológico, se advierte desde un principio) por qué, una vez coordinados los subsistemas entre sí sin mayores contradicciones, se constituye tarde o temprano por encima de ellos un sistema total que no solamente sería distinto con respecto a ellos, sino que además debería cumplir la doble condición de equilibrio de no dañar sus diferenciaciones y sin embargo conservar su existencia y su unidad de integración pese a estas diferenciaciones. Ahora bien, des-

de el punto de vista cognoscitivo, tales totalidades existen y frecuentemente incluso se elaboran otras nuevas en esa disciplina eminentemente constructiva que es la matemática: piénsese, por ejemplo, en los trabajos actuales sobre las «categorías» que renuevan las investigaciones bourbakistas anteriores sobre las «estructuras».

En efecto, los tres rasgos fundamentales de estas totalidades son los de entrañar leyes de composición independientes de las propiedades de sus elementos, suministrar las «razones» de lo que simplemente estaba comprobado o demostrado, pero no explicado al nivel de esos elementos, y finalmente poder engendrar nuevos contenidos (de manera que compensen los efectos de la ley general de la proporción inversa entre la extensión y la comprensión de las nociones). Así es como en los números naturales N, que sólo poseen estructura de «monoide», la adición de estos nuevos contenidos que son los enteros negativos permite la construcción del «grupo» de los enteros Z, más tarde las generalizaciones de la división conducen a los racionales Q y a los reales R con sus estructuras sucesivas de «anillo» y «cuerpo». En cada una de estas situaciones encontramos efectivamente nuevas leyes de totalidades, las razones de los anteriores sistemas y nuevos contenidos que amplían la extensión de las totalidades más ricas en propiedades. Ahora bien si estas clases de creaciones alcanzan dimensiones espectaculares en el nivel del pensamiento científico, observamos ya en los niveles operatorios de la

psicogénesis mecanismos semejantes que forman totalidades coherentes.

Una vez que se ha dicho esto en el plano cognoscitivo, es esencial para nosotros recordar el equivalente en el plano biológico, porque nuestro intento de interpretación de las fenocopias sólo tiene sentido en la medida en que los desequilibrios latentes y las reequilibraciones invocados por igual en el desencadenamiento de las mutaciones «imitan» las integraciones somáticas que corresponden efectivamente a mecanismos indispensables para la vida orgánica. Ahora bien, hemos recurrido continuamente a los tres sectores de equilibrio siguientes: *a)* el equilibrio interno (por lo tanto el sistema de regulaciones) propio de cada uno de los niveles de las síntesis sucesivas de la epigénesis, de las relaciones intracelulares elementales en los tejidos y en los órganos; *b)* el equilibrio de las interregulaciones que garantizan las uniones o interdependencias entre los niveles jerárquicamente superpuestos, el cual une, pues, a las formas de equilibrio entre subsistemas, que son corrientes en la vida orgánica, al tiempo que se orienta hacia el tipo III; *c)* finalmente el equilibrio del organismo en cuanto totalidad, no con compromiso (como sucede tan a menudo en el curso de la psicogénesis cognoscitiva), sino con solidaridad funcional entre las diferenciaciones y las integraciones. Ahora bien, este sistema total nos parece que implica mucho más de lo que a menudo se expresa como «omnipotencia» de las virtualidades genéticas del genotipo considerado, porque, como ya hemos dicho, esta omnipotencia no conlleva sólo un sistema

complejo y rico de activaciones posibles, sino que, de un modo natural, exige una regulación complementaria de las inhibiciones por las razones que hemos visto respecto a las relaciones universales y necesarias de los caracteres positivos y de las negaciones: esa interdependencia indispensable de las activaciones y de las inhibiciones implica entonces, por supuesto, una regulación de conjunto que abarque al sistema epigenético del mismo modo que al genoma, y es lo que hace comprensible la sensibilización de los genes reguladores en caso de desequilibrios que se propagan a partir de las variaciones fenotípicas impuestas por el entorno.

III

Continuando con esta comparación de las equilibraciones orgánicas y cognoscitivas, nuestra puesta en correspondencia de las fenocopias en estos dos ámbitos aparentemente tan distintos exige una aproximación más en cuanto a las conductas de reacciones compensadoras de las perturbaciones exteriores. Cuando un hecho imprevisto viene a impedir que una acción alcance su objetivo o viene a refutar una previsión o la generalización de un esquema, se puede distinguir, en efecto, tres fases en las equilibraciones sucesivas, que se escalonan entre los 4-5 y los 11-12 años. Una etapa elemental, que en otro lugar [1] denominamos la de las conductas α, está caracterizada por intentos de

[1] *L'équilibration des structures cognitives*, París, PUF, 1975.

anulación de la perturbación: se aparta o modifica el objeto molesto, se niega o deforma el hecho indeseable, etc. Por el contrario, una segunda fase es la de los compromisos de integración (conductas β): se acomoda el esquema anterior con un mínimo de retoques o mediante diferenciaciones más serias, pero todavía con dualidad entre los factores externos o internos. El último nivel (conductas γ) está por fin caracterizado por una integración completa, convirtiéndose la modificación, que era al principio una simple perturbación exterior, en una variación posible incorporada a las transformaciones, no sólo previstas por el sistema sino que participan desde entonces en sus propias leyes de composición. Dicho de otro modo, lo que era una compensación que restablecía un equilibrio enriquecido con una perturbación se convierte en una transformación positiva en el seno de un mejor equilibrio. Es evidente que tal desarrollo cognoscitivo de las etapas α, β, γ no consiste simplemente en una especie de interiorización de las perturbaciones exteriores iniciales, como si las operaciones finales se extrajeran de los objetos mediante una abstracción empírica y se redujeran de este modo a «copias» de las modificaciones constatadas: la integración de la perturbación en forma de variaciones internas del sistema implica por el contrario una reconstrucción endógena y, en consecuencia, tenemos que vérnoslas en tales casos con variedades de fenocopias cognoscitivas.

Ahora bien, era conveniente recordar estos hechos y extraer una vez más su analogía con los mecanismos de la fenocopia orgánica, porque

nos instruyen acerca de esa especie de invención funcional que ésta realiza en relación con el entorno: en los puntos en que el entorno desempeña o amenaza con desempeñar una función perturbadora (fase α), la adaptación fenotípica responde ya activamente mediante compromisos (fase β) y la variación genotípica estable transforma lo que era inicialmente una perturbación en nuevas propiedadedes positivas que se inscriben en un programa hereditario (fase γ). Pero hay algo más, y es posible preguntarse si no interviene aquí una propiedad general de los sistemas auto-organizadores biológicos. En una obra sobre las relaciones entre la teoría de la información y la biología[2], en la que sin embargo trata de justificar (aunque en realidad modificándolas profundamente), las ideas del neodarwinismo sobre el azar (volveremos a ello en las conclusiones), el biofísico H. Atlan resume su tesis del modo siguiente: «Los sistemas autoorganizadores no solamente resisten al ruido (conjunto de agresiones aleatorias del entorno), sino que llegan a utilizarlo hasta el punto de transformarlo en un factor de organización». Vemos que esta inversión de sentido corresponde de manera bastante sorprendente a la de las perturbaciones exteriores (conductas α) que se convierten en variaciones internas del sistema (conductas γ) en el proceso cognoscitivo que acabamos de recordar. Y es lo que afirmaba ya H. V. Foerster en su célebre fórmula: «*From noise to order*».

[2] H. Atlan, *L'organisation biologique et la théorie de l'information*, París, Hermann, 1972.

IV

Nos queda por tratar el proceso central de la equilibración maximizadora, tan importante en el desarrollo de los conocimientos, y de la que hay que preguntarse si se puede encontrar un equivalente orgánico. El hecho cognoscitivo consiste en que, en caso de perturbación positiva (contradicción, etc.) o negativa (lagunas) la compensación que se deduce tiende no a volver sin más al estado anterior, sino a superarlo en el sentido del mejor equilibrio posible compatible con la situación. Las razones de esto son múltiples, pero son todas el resultado más o menos directo del hecho de que los conocimientos se derivan de la acción y de que los esquemas de la acción son esquemas de asimilación que aspiran a la integración de los objetos en estructuras (o coordinaciones de esquemas) que permitan utilizarlos y comprenderlos. Este núcleo funcional de partida conlleva entonces dos aspectos inseparables: al consistir la asimilación cognoscitiva esencialmente en actuar sobre los objetos, y por lo tanto en transformarlos o enmarcarlos (mediante puestas en relación, categorizaciones, correspondencias, etc.) y no en copiarlos, su doble tendencia será constantemente la de aumentar en extensión el campo de esta asimilación (tratando por lo tanto todo esquema de alimentarse del mayor número de elementos posible) y de enriquecerlo en cuanto a la comprensión (por medio de nuevas relaciones, etc., que prolongan las precedentes).

En cuanto a los mecanismos que hacen posible esta marcha progresiva (y no hay nada tan

asombroso como su rapidez y el número de sus conquistas en el curso de los 18 primeros meses de existencia, cuando la cría de hombre no dispone aún más que de instrumentos sensoriomotores anteriores a la adquisición del lenguaje), son naturalmente bipolares: por un lado, el aprendizaje en función de la experiencia con las abstracciones empíricas que hace posibles, pero, por otro lado, la abstracción reflexiva que, desde las primeras coordinaciones de acciones o de esquemas, permite, como ya se ha visto (capítulo 7), extraer nuevos marcos asimiladores y nuevas estructuras combinando el «proceso de reflexión» sobre nuevos niveles con la «reflexión» reorganizadora. Lo que hemos dicho de las seudofenocopias (cap. 7, III B) proporciona un ejemplo de este enriquecimiento mediante la vía de abstracciones seudoempíricas y reflexivas y de la equilibración maximizadora que resulta de ella.

Pero el problema es establecer si estas interpretaciones, que casi parecen evidentes en el terreno cognoscitivo, pueden encontrar alguna verosimilitud en el ámbito orgánico. Ahora bien, un cierto número de razones nos inclinan a admitir la existencia de equilibraciones maximizadoras de esta clase en el terreno de la evolución de la vida misma. La primera es que el análisis esbozado hace un momento en el plano cognoscitivo converge seguramente con lo que ciertos biólogos contemporáneos denominan «progreso», tratando de dar un contenido objetivo a esta noción pasada de moda después de los excesos especulativos de las primeras generaciones de evolucionistas. Así es como J. Huxley

invoca como criterios de un programa evolutivo un control creciente del entorno por el organismo, acompañado de una independencia gradual de éste con relación a aquél. Rensch se orienta hacia un aumento de «apertura», en el sentido de un desarrollo de las posibilidades de adaptación. La segunda razón que invocaremos es que en el plano orgánico ya encontramos mecanismos que corresponden a lo que es la abstracción reflexiva en el plano cognoscitivo, en el sentido de que ciertos elementos se extraen de un nivel anterior para dar lugar en el nivel posterior a una reconstrucción que los diferencia y los supera. En otro lugar hemos denominado «reconstrucciones convergentes con superaciones» a este fenómeno corriente que abarca no solamente a las «homologías»: en este último caso un mismo sistema de órganos (por ejemplo, los cuatro miembros del esqueleto de los pájaros y de los mamíferos) se diversifica cada vez más en función de las filiaciones, mientras que en las situaciones de «convergencia» se ha tenido que recorrer un largo trayecto desconocido a partir de los lejanos orígenes comunes, pero en los dos casos una reconstrucción que utiliza materiales anteriores[3] tiene como consecuencia progresos en la adaptabilidad. Pero hay que buscar una tercera razón general de las equilibraciones maximizadoras

[3] La utilización de materiales anteriores no implica que toda homología se base en el empleo de los mismos genes (lo que, como se ha demostrado, está lejos de ser siempre el caso), pero esto no excluye en absoluto filiaciones estructurales más amplias relativas a los sistemas reguladores.

en el hecho de que las transformaciones de órganos se hallan casi siempre unidas a nuevos comportamientos o variaciones reactivas. Ahora bien, al ser todo comportamiento teleonómico, es difícil atribuirle finalidades que no vayan en dirección de una mejora, por muy modesta que ésta sea.

Así pues, en cada uno de estos casos volvemos a encontrar en el plano de lo orgánico lo que indicamos en el plano de lo cognoscitivo: el organismo actúa constantemente sobre el entorno en lugar de sufrirlo sin más, y esta acción implica en diferentes grados un doble progreso, en «extensión» y en «comprensión»: en «extensión», un ensanchamiento del entorno con ensayos de adaptación a sectores que aún no están ocupados, y en «comprensión», un enriquecimiento de las propiedades o de las posibilidades de variaciones y de «apertura».

9. CONCLUSIONES GENERALES

El ensayo que antecede se basa en dos aventuradas hipótesis: la de una cierta generalidad del proceso de fenocopia, como si toda nueva adaptación se iniciara con exploraciones y ensayos fenotípicos, en vez de ser, como querría la simplista doctrina de moda, el resultado de una multiplicidad de ensayos azarosos espigados por posteriores selecciones; y la de un parentesco entre las fenocopias orgánicas y las cognoscitivas, como si las propiedades de equilibración y de autorregulación que encontramos en todos los ámbitos de la vida implicaran la existencia de una tendencia general a la reconstrucción endógena de las inestables adquisiciones de naturaleza exógena.

Ahora bien, estas dos tesis se encuentran unidas y nos parece que ambas son el resultado de un hecho fundamental que diversos autores han señalado, pero al cual no siempre se le atribuye la importancia que reviste: las transformaciones evolutivas que entrañan una significación adaptativa (lo cual no es el sentido de cualquier mutación) son siempre solidarias, en el animal, de nuevos comportamientos. En cuanto a los vegetales, no se emplea el término de comporta-

mientos, a falta de una rapidez suficiente en las reacciones (aunque una película rápida restablecería los parentescos), y nos limitaremos a hablar de «variaciones reactivas», admitiendo entonces que «reactivo» implica una actividad compensadora del organismo y no es un sinónimo tautológico de adaptativo, ya que para la doctrina oficial la adaptación puede constituir el resultado pasivo de selecciones impuestas desde el exterior a variaciones fortuitas.

Comenzando por los animales es evidente que, desde los niveles más primitivos de los invertebrados, hay una constante correlación entre la morfología y los comportamientos de la especie considerada: las amebas utilizan seudópodos y los flagelados su filamento permanente; las especies con simetría radiada esperan que el alimento venga a su encuentro y las de simetría bilateral van a la búsqueda de su subsistencia (excepto si sus formas adultas se han fijado como las ostras y los mejillones, utilizando otros medios pertinentes). Los cefalópodos y los artrópodos presentan innumerables comportamientos diferenciados en relación con su morfología. Los peces nadan y los pájaros vuelan. El mismo hombre debe a sus manos una buena parte de su inteligencia.

Así pues, el problema general es el siguiente: ¿hay que admitir que todos los órganos especializados se han formado independientemente de los comportamientos que habrían conllevado más tarde, debiéndose los primeros, y quizás una parte de los segundos, sólo a sucesiones de hechos azarosos con selecciones *a posteriori*, o hay que admitir, no que los comportamientos

hayan precedido necesariamente a la formación de los órganos, sino que los dos se han iniciado y se han desarrollado en una obligada interacción (como en el modesto caso de nuestras limneas que cambian de forma en relación con sus movimientos)?

Ahora bien, independientemente de las objeciones clásicas y nunca refutadas respecto a la doctrina del azar y de la selección (especialmente en lo que atañe al considerable número de mutaciones diferentes pero conjugadas que serían necesarias para explicar la formación de cualquier órgano diferenciado), existe no obstante un cierto número de argumentos que por su naturaleza abonan la hipótesis de una función activa y causal del comportamiento.

En primer lugar hay que recordar la existencia general de las reacciones al entorno que se observan en toda ontogénesis (de ahí los casos de pedogénesis, como ya hemos visto en el capítulo 3, y sobre los cuales es inútil volver). En efecto, todo animal que llega a la vida desarrolla comportamientos constructivos. Por lo que respecta a las especies inferiores, nos contentaremos con remitir a nuestra figura 3, relativa a los efectos de un cambio de entorno en el curso del crecimiento. En las especies superiores es suficientemente conocida la importancia del juego y de las exploraciones propias de la infancia. Cuando J. Monod nos dice que toda evolución se debe a molestas perturbaciones o «imperfecciones» que alteran la conservación, «único privilegio» de la vida, olvida su propia ontogénesis, en la que, cierto es, una serie de desgraciados accidentes han hecho de él un laureado con el

premio Nobel en lugar de conservar sin cambios los caracteres iniciales que traía en su nacimiento. Ahora bien, este juicio de Monod sobre la evolución es tanto más curioso cuanto que, en un pasaje excelente, él mismo subraya la función del comportamiento, y esto a propósito de uno de los puntos más decisivos del desarrollo de los vertebrados. Si existen vertebrados tetrápodos, nos dice entonces Monod, es «porque un pez primitivo 'optó' por irse a explorar la tierra, en la que sin embargo sólo podría desplazarse dando saltos» [1]. En primer lugar queremos sobreentender en esta observación decisiva una referencia a comportamientos juveniles, porque, si se trata de un viejo pez, ha tenido que conservarse realmente joven de espíritu para emprender una aventura de tal clase. Pero sobre todo, y esto no es un añadido gratuito a los términos empleados por Monod, un pez que, contradiciendo todas sus conductas innatas (incluso si se trata de un dipnoo), decide establecerse en tierra, evidentemente sólo puede dedicarse a «exploraciones» de un nivel fenotípico [2], en espera de que variaciones génicas le proporcionen medios de acción más estables.

[1] *Le hasard et la nécessité*, p. 142.

[2] Salvo, naturalmente, que se admita que este comportamiento fenotípico es, desde el principio, el resultado de una impulsión génica. Pero ¿de dónde provendría entonces ésta? No del entorno, ya que no actúa sobre el genoma. Una vez más, sólo queda el divino «azar», pero, para que el azar empuje a un pez, a causa de la desecación de una charca, no a perderse en tierra, sino a «optar por ir a explorar la tierra», habría que adjudicar realmente a lo aleatorio todos los caracteres de un comportamiento teleonómico.

Parece, pues, que la apelación al comportamiento conduce implícitamente al reconocimiento de que hay una cierta generalidad en la fenocopia. Volveremos sobre ello un poco más adelante. Observemos solamente que quien dice comportamientos, y éstos dan comienzo por lo menos a partir del nacimiento, dice igualmente investigación o conquista de novedades, en virtud de la necesidad general de alimentación de los esquemas de acción.

En segundo lugar, esta diversificación creadora propia del comportamiento se manifiesta en particular en la multiplicidad y lo que casi se podría denominar el lujo inútil de soluciones que especies vecinas inventan a propósito de un mismo problema, cuando un cierto conformismo en nada les perjudicaría: por ejemplo, considerando todas las variaciones conocidas en la construcción de los nidos de pájaros, cuando las únicas condiciones vitales son un suficiente camuflaje frente a los predadores y un mínimo de solidez para proteger a las crías; o también comparando los múltiples modelos de telas de araña, o las construcciones de todas clases a las que se dedican los insectos socializados, etc., no se puede dejar de ver en estos casos los efectos de una especie de plasticidad del comportamiento, que lleva a explorar todas las vías sucesivas abiertas, en vez del resultado de selecciones que imponen condiciones coercitivas de supervivencia. Además, si cada una de estas invenciones hubiera tenido que estar precedida de múltiples conductas puramente aleatorias en el seno de las cuales las selecciones habrían efectuado su clasificación, es evidente

lo que arrojaría como resultado un cálculo serio de probabilidades para explicar cada solución finalmente adoptada. «Dad tiempo y todo lo posible sucederá», decía el viejo Heródoto, pero se puede responder que los mecanismos elementales de comportamiento consisten precisamente en ganar un poco de ese tiempo mediante ensayos y tanteos dirigidos, en vez de esperar los factores harto improbables del azar.

En efecto (tercera observación), la improbabilidad de los casos azarosos con éxito crecería además de forma exponencial si tuvieran que proceder en dos etapas: en primer lugar, la formación de órganos susceptibles de poder servir para algo, y luego la de instintos o comportamientos que utilizaran tales órganos; por ejemplo, primero unas mutaciones aleatorias dan a los pájaros carpinteros su largo pico y a los pulgones sus trompas, y más tarde nuevas mutaciones fortuitas hacen que los pájaros carpinteros busquen gusanos en los troncos de los árboles o que los pulgones se dediquen a las plantas que tienen savia suficiente. En una palabra, parece casi evidente que los órganos y los comportamientos correspondientes se han constituido en cada caso al mismo tiempo. En cuanto a los vegetales, no hay duda alguna, ya que la variación reactiva que caracteriza a la modificación del órgano constituye en sí misma el equivalente de un comportamiento. A este respecto se pueden citar las variaciones reactivas convergentes de las plantas de alta montaña: el alargamiento de la raíz (cf. la inmensa raíz tuberculosa del trébol alpino comparada con la de las especies subalpinas con un mismo ta-

maño de flores), la formación de estolones (*Sempervivum montanum* comparado con el *tectorum)*, o espesas almohadillas por aglomeración de unidades (*Androsace helvetica*, etc.), o el aumento de la clorofila en nuestros pequeños *Sedum*.

Dicho esto, el segundo gran problema es comprender cómo la formación simultánea de órganos y de comportamientos especializados ha podido asegurar esa adaptación a entornos particulares. El modelo del azar y de las selecciones *a posteriori* sigue siendo ciertamente inteligible en el caso de variaciones aparentemente indeferentes: por ejemplo, cambios de color pueden dejar a los animales más expuestos a sus predadores o, por el contrario, más protegidos por una especie de mimetismo global. Por el contrario, si los pájaros carpinteros no tuvieran un largo pico, ni los pulgones sus órganos de succión, sencillamente se alimentarían de otras formas. En tales casos, las novedades ventajosas han consistido esencialmente en encontrar un entorno sin explotar, y es esta tercera variable la que plantea problemas, si se renuncia a la función causal del comportamiento, y aumenta aún más la inverosimilitud del puro azar, ya que entonces se trataría de combinar de forma convergente las tres probabilidades de una variación morfogenética aleatoria, una variación fortuita en el comportamiento y un cambio de entorno orientado por azar en la dirección de las zonas más libres.

Veamos entonces la simplificación considerable que introduciría en estos problemas una cierta generalidad del proceso de la fenocopia, ya

que en estos casos un comportamiento fenotípico asegura al tiempo, como en el caso de nuestras limneas, la adaptación a un nuevo entorno y el inicio de la transformación del órgano, produciéndose las reconstrucciones endógenas y génicas sólo después, mediante tanteos orientados en las zonas de desequilibrio orgánico, sin necesidad de ninguna acción directa del entorno sobre el genoma.

Pero, si de este modo creemos en la relativa generalidad del modelo propuesto, conviene precisar aún, en estas conclusiones, que hay que completarlo con el mecanismo puramente endógeno de las «reconstrucciones convergentes con superaciones» que corresponden a las abstracciones reflexivas en el plano cognoscitivo y se traducen en homologías de toda clase en el plano orgánico. En efecto, sería imposible explicar la mayoría de los instintos mediante las fenocopias, porque esto equivaldría a prestar a los comportamientos fenotípicos iniciales una inteligencia muy superior a la de las especies del nivel en cuestión. Por el contrario, las ideas sobre el instinto que anteriormente hemos desarrollado (*Biología y conocimiento*, Madrid, Siglo XXI, 1973, pp. 206-223, § 16) equivalen a considerarlo como una coordinación de los esquemas innatos (y transindividuales) de acciones, análogo a la coordinación de los esquemas sensorio-motores, pero en el plano génico o en el de las síntesis epigenéticas hereditariamente programadas. En tal caso, se da por supuesto que tales coordinaciones dependen no de fenocopias, sino de esas «reconstrucciones convergentes con superaciones», y por lo tanto de es-

pecies de homologías en un amplio sentido que atañen a la vez a las transformaciones de órganos y a los comportamientos unidos a ellas. Por el contrario si la vía está así abierta a nuevas combinaciones cada vez más ricas (como es el caso de las abstracciones reflexivas en el plano cognoscitivo, en el que por otra parte permanecen inconscientes en los niveles elementales), nada impide que los simples esquemas iniciales, que después serán combinados, se construyan también ellos mediante fenocopias. Habíamos dado como ejemplo de coordinación fácilmente realizable el comportamiento instintivo de los moluscos terrestres que ponen sus huevos en el suelo: en este caso los esquemas de partida serían simplemente *a)* la auto-conservación del animal que se entierra en caso de sequía o de frío (especialmente todos los inviernos), y *b)* la extensión de esa necesidad de protección o conservación a la misma puesta, en cuanto prolongación de las acciones del animal. Ahora bien, es evidente que una conducta tan natural como protegerse en el suelo puede ser el resultado tanto de iniciativas fenotípicas, y por lo tanto de adaptaciones no hereditarias, comc de reconstrucciones endógenas: así pues, nada excluye en este caso un proceso de fenocopia en lo que respecta a los esquemas de partida.

Pero, si bien en esta conclusión queríamos indicar los límites de la fenocopia e invocar el mecanismo sumamente general de las «reconstrucciones convergentes con superaciones», conviene por el contrario subrayar la unidad profunda de los dos procesos: la fenocopia, tal

como hemos propuesto interpretarla, es la reconstrucción endógena de una adaptación que tiende a remediar los desequilibrios que ésta deja subsistir. La «reconstrucción convergente con superaciones» consiste por su parte igualmente en reconstrucciones endógenas, pero que atañen a construcciones génicas anteriores, volviéndolas a combinar de acuerdo con las necesidades y lagunas posteriores, con los mismos sometimientos a las elecciones y regulaciones del entorno interior y de las síntesis epigenéticas. El mecanismo general que abarca a estos procesos diferentes es, pues, el mecanismo de las reequilibraciones o de las «equilibraciones maximizadoras» y en esta dirección convendrá sin lugar a dudas buscar la solución de los problemas de la evolución. En efecto, ya se trate de fenocopias biológicas o cognoscitivas, de seudofenocopias cognoscitivas o de abstracciones reflexivas en todas sus formas, de «reconstrucciones convergentes con superaciones» y de homologías en el sentido más amplio, volvemos a encontrar en todos los casos los dos mismos mecanismos: primero una equilibración por reconstrucción endógena, y luego (o, en las fenocopias orgánicas, por ello mismo), una superación mediante reorganización con nuevas combinaciones, pero cuyos elementos se extraen del sistema anterior. La equilibración maximizadora no es por lo tanto más que la expresión de estos dos mecanismos tan generales. Incluso en el ámbito de la regulación de las mutaciones, R. J. Britten y E. H. Davidson declaran que su modelo «proporciona la posibilidad de que aparezca la novedad en la evolución mediante com-

binación en nuevos sistemas de partes ya en función en los sistemas preexistentes» (*Science*, 165, 1969, pp. 349-357, citado y traducido por Atlan). Se advierte el parentesco con lo que denominábamos en 1967 las «reconstrucciones convergentes con superaciones».

Del más complejo al más simple de estos procesos comprobamos, pues, en qué medida la función del azar es reducida a proporciones que no son despreciables pero sí modestas, ya que lo propio de esa función cardinal de la vida que es la asimilación, es precisamente oponerse a lo fortuito de manera que se pueda utilizar. Ahora bien, por fidelidad a una de las dos tesis centrales del neodarwinismo, que es atribuir toda novedad a lo aleatorio, el biofísico H. Atlan acaba de escribir un grueso libro [3] cuyo doble interés consiste en resumir (y sumar) todos los hechos y las interpretaciones que militan en contra (y no a favor) de esta concepción, y presentarnos no obstante una defensa del concepto de azar, de tal modo que pueda superar las dificultades mayores. La reconstrucción así propuesta de la función de lo aleatorio puede resumirse en una palabra: el «azar organizativo», y los argumentos invocados son múltiples y convergentes: por ejemplo, la reacción de los sistemas autoorganizadores al «ruido» (véase más arriba su resumen, cap. 8, III) o el modelo de la «regulación génica» de Britten y Davidson, o también nuestra utilización de la noción de asimilación cognoscitiva, etc.

[3] *L'organisation biologique et la théorie de l'information*, París, Hermann, 1972.

Sólo podemos seguir con interés los razonamientos de un teórico tan bien informado, pero con una reserva en lo que respecta a la cuestión central de su terminología: su «azar organizativo» se debería denominar, por el contrario, «azar organizado» o «reorganizado» por el ser vivo o el sujeto pensante, ya que sólo engendra «desorganizaciones recuperadas» o compensadas (o incluso «supercompensadas», p. 257) y ya que los «ruidos» que disminuyen la información para el observador la aumentan en el curso de las transmisiones en el interior del sistema (cf. nuestras conductas α, β, γ del cap. 8, III). En una palabra, el neodarwinismo razona como si la manzana caída por azar junto a Newton fuera la fuente de las teorías de este gran hombre sobre la gravitación, mientras que Atlan nos proporciona todo lo que nos permite comprender cómo esa caída, simple accidente perturbador para un «observador» cualquiera, se convirtió en «organizativa» en las transmisiones internas del cerebro de Newton: ¡pero porque gracias a su trabajo anterior y a su capacidad de asimilación supo convertirla en eso! Todo nuestro ensayo puede resumirse en esta observación final, ya que, en cada uno de los dominios abordados, se ha tratado de hallar las condiciones previas, no fortuitas, e incluso necesarias, de novedades aparentemente aleatorias.



impreso en offset marvi, s. a.
calle leiria 72 - méxico 13, d. f.
dos mil ejemplares y sobrantes para reposición
19 de junio de 1979